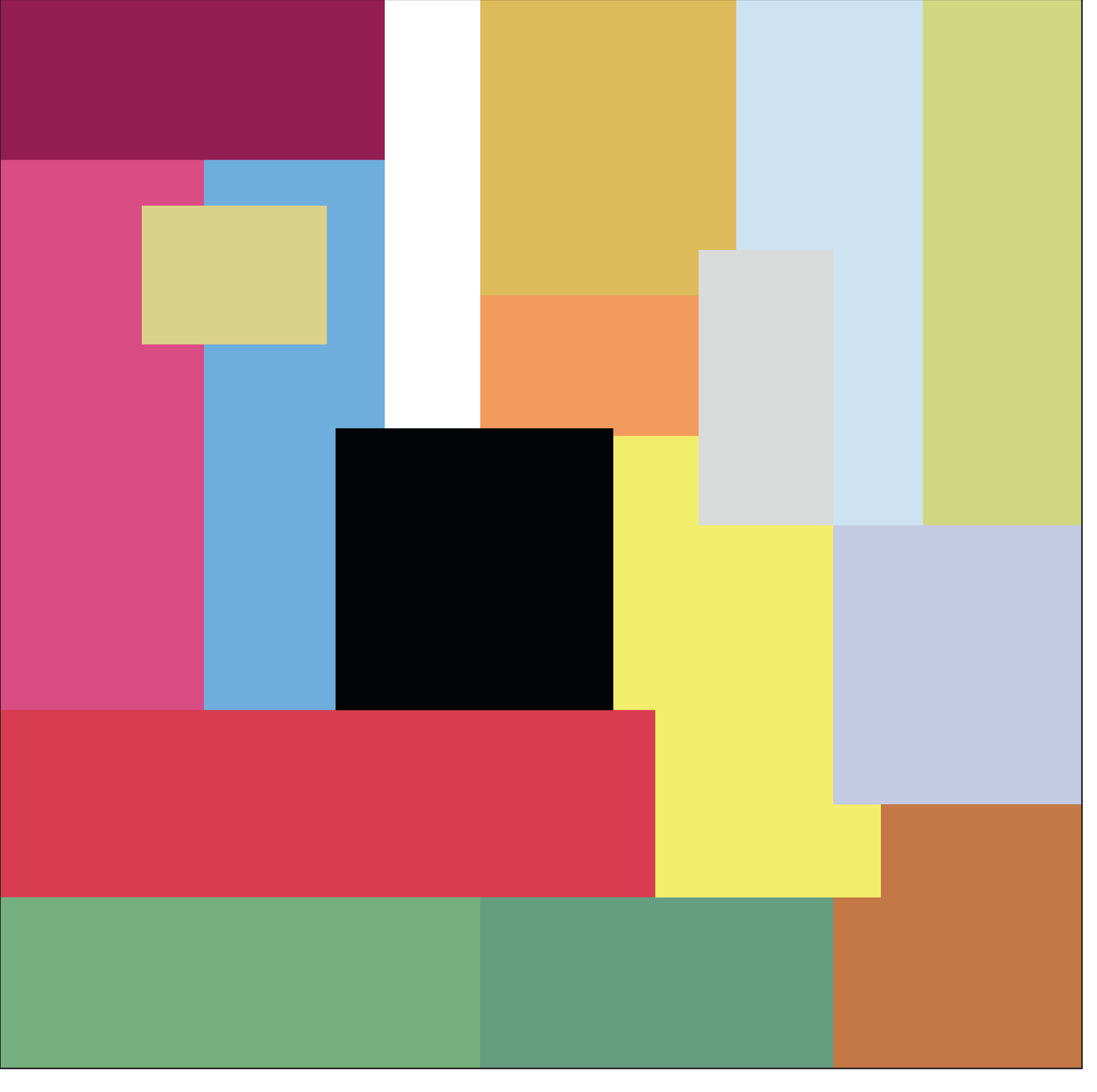
INVESTIGACION Y CIENCIA

Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN



EXPERIMENTO DE LA TEORIA DEL COLOR

Febrero 1978

170 PTAS.

Los espacios en gris
corresponden a publicidad
en la edición impresa

Número 17
Febrero 1978

INVESTIGACION Y
CIENCIA
Edición en español de SCIENTIFIC AMERICAN

EDITA Prensa Científica, S.A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29
ESPAÑA

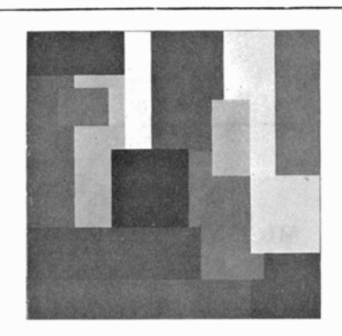
Colaboradores de este número:

Asesoramiento y traducción:

Monique Robert: *La secuencia nucleotídica de un ADN vírico:* Miquel Gich: *El movimiento del suelo en los terremotos;* José M.ª Muelas: *La epidemiología de la gripe:* Antonio Henríquez de Castañondo: *La teoría retinex de la visión del color;* Nuria Ferrer: *Disclinaciones;* Oleguer Escolá: *Hormigas tejedoras;* Antonio Blanco: *Una aldea céltica en el sur de Inglaterra;* Luis Bou: *Juegos matemáticos;* José E. Myro y Alicia Menéndez: *Taller y laboratorio*; Gerardo Espinosa: *Ciencia y sociedad.*

Ciencia y sociedad:
Jorge Wagensberg y G. Franklin Montgomery.

Libros:
Enric Aulí y Francisco García de Valdecasas



LA PORTADA

La composición de la portada se usó en los experimentos destinados a probar la teoría retinex de la visión del color, de Edwin H. Land. Toda vez que la composición recuerda de cerca las obras del pintor holandés Piet Mondrian, Land denomina a sus configuraciones y otras similares como mondrianas. En otros ejemplos más elaborados (véase el artículo "La teoría retinex de la visión del color", en este número), se colocan unos 100 fragmentos de papel, de distintos colores y tamaños, en tableros, de suerte que cada trozo se halle rodeado de otros cinco o seis trozos de colores diferentes. En una prueba típica, se ilumina el Mondrian mediante proyectores que aportan cantidades ajustables de energía radiante en tres bandas de onda: larga (rojo"), media ("verde") y corta ("azul"). Con una selección adecuada de la mezcla de fuentes de iluminación sobre el Mondrian, el flujo de radiación que llega al ojo procedente de cualquier región escogida puede hacerse coincidir con el flujo que antes había alcanzado el ojo desde otra región completamente distinta. En el primer caso, la zona seleccionada pudo haber sido roja y, en el segundo, verde. Con igual flujo de energía llegando al ojo, veremos las dos regiones como rojas y verdes.

Suscripciones:

Prensa Científica, S.A.
Departamento de suscripciones
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (España)

Distribución para España:

Distribuciones de Enlace, S.A.
Ausias March, 49
Barcelona-10 (España)

Distribución para los restantes países:

Editorial Labor, S.A.
Calabria, 235-239
Barcelona-29 (España)

Precio de venta de este número:

España: 170 pesetas
Extranjero: 2 U.S. $

Condiciones de suscripción:

España:
Un año (12 números): 1870 pesetas
Extranjero:
Un año (12 números): 30 U.S. $

Ejemplar atrasado ordinario:
190 pesetas

Ejemplar atrasado extraordinario:
270 pesetas.

Solicitado control **OJD**

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

Fotografía de la portada de Julius. J. Scarpetti

Página	Fuente	Página	Fuente
7	Ignacio V. Sandoval y P. Cuatrecasas	65	Julius J. Scarpetti
8	R.C. Williams y M.W. Kirschner	66	Jerome Kuhl
9-11	Ignacio V. Sandoval y P. Cuatrecasas	67	Julius J. Scarpetti *(arriba)*, J. Kuhl *(abajo)*
12-13	B.R. Brinkley	68-75	Jerome Kuhl
16	G. Nigel Godson, Yale University School of Medicine	76	Julius J. Scarpetti
17	John Finch, Medical Research Council Laboratory of Molecular Biology	77-80	Jerome Kuhl
18	G. Nigel Godson, Yale University School of Medicine *(arriba)*; Jack D. Griffith, University of North Carolina School of Medicine *(abajo)*	83	Yoichi Ishida, Universidad de Tokyo
19-30	Jerome Kuhl	84-90	George V. Kelvin
32	U.S. Army	91	Ted Lodigensky
34-43	Alan D. Iselin	92-94	George V. Kelvin
49-50	Ilil Arbel	97-101	Turid Hölldobler
53	Culver Pictures, Inc.	102	Type Systems Inc.
54	Gopal Murti, St. Jude Children's Research Hospital	104	Aerofilms Ltd.
55-62	Bunji Tagawa	106	Cambridge University Collection *(arriba)*; Department of the Environment, Fortress House *(abajo)*
		107	Department of the Environment, Fortress House
		108-113	Tom Prentiss
		114	Department of the Environment, Fortress House
		117	Culver Pictures, Inc.
		118-119	Ilil Arbel
		121-127	Michael Goodman

Dep. legal: B. 38.999-76
Fotocomposición: Fort, S.A.
Rosellón, 33 - Barcelona-29
Cayfosa. Santa Perpetua de Moguda.
Barcelona.

Printed in Spain - Impreso en España

Cartas

Señor Director:

El artículo "Enseñanzas de la fibroplasia retrolental", de William A. Silverman (INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, agosto) fue leído con interés por los miembros de la National Commission for the Protection of Human Subjects estadounidense. En efecto, las enseñanzas a que se refiere el doctor Silverman han sido citadas varias veces, durante los debates de la comisión, como ejemplo de la necesidad de ensayos clínicos controlados a fin de proteger a los niños de los daños que puede suscitar el empleo de tratamientos no validados o no probados. Sin embargo, debe elegirse un justo medio entre la necesidad de realizar investigaciones y los derechos y la salud de los niños que pueden participar en las mismas. Esta comisión ha recomendado unas directrices para lograr ese equilibrio, en un informe remitido hace poco al Ministro de Sanidad.

Querría señalar a sus lectores que el doctor Silverman ha sido inexacto al describir las normas del gobierno federal sobre investigación. Nuestra comisión no está enterada de ninguna norma o disposición que impida la participación de niños (incluso recién nacidos) en ensayos clínicos correctamente proyectados, cuando se pone en duda la seguridad y eficacia de un tratamiento aceptado o cuando no está claro cuál de ambas intervenciones es preferible. Se exige que una Institutional Review Board (Junta Revisora Institucional) local pase revista al procedimiento de la experimentación, a fin de garantizar que los riesgos que ésta suponga para los pacientes se vean contrapesados por el beneficio que les comporte y por la importancia de los conocimientos por adquirir, que los derechos y la integridad de los pacientes estarán debidamente protegidos y que se obtendrá el consentimiento, otorgado con conocimiento de causa por quienes puedan legalmente darlo. Las exigencias de una revisión local y de un consentimiento concienzudo constituyen un reconocimiento implícito de que las decisiones necesarias se encuadran dentro de un sistema de valores.

La comisión concuerda con el doctor Silverman en que el uso de los adjetivos "terapéutica" y "no terapéutica" para la investigación puede obscurecer dichas decisiones. Hemos establecido en cambio el empleo de determinaciones acerca de la naturaleza del riesgo y del beneficio previsto que la investigación propuesta represente. A quienes les interesen los temas planteados hacia el final del artículo del doctor Silverman, se les invita a escribir a la comisión solicitando copia de su informe sobre las investigaciones que afectan a niños.

KENNETH J. RYAN

Presidente de la
National Commission
for the Protection of Human
Subjects of Biomedical and
Behavioral Research
Bethesda, Maryland.

Señor Director:

Es alentador saber que la Comisión Nacional está ahora dispuesta a descartar los ficticios rótulos de "terapéutica" y "no terapéutica" para la investigación (véase "Nontherapeutic Research in Children: An Ethical Dilemma", por Charles U. Lowe, D. Alexander y B. Mishkin; *Journal of Pediatrics,* vol. 84, página 468, 1974). El resto de las noticias procedentes de Bethesda es menos regocijante.

El adverbio restrictivo "sin embargo", de la tercera frase de la carta del doctor Ryan, sirve para perpetuar el mito de que la "necesidad de realizar investigaciones" y los "derechos y salud de los niños" son antitéticos, cuando de hecho son complementarios. La necesidad de protección contra azares imprevistos de innovaciones y tratamientos no evaluados debería sin duda figurar muy al principio de una lista de los derechos infantiles. La expresión negativa del doctor Ryan ("...no está enterada de ninguna norma que *impida* la participación de niños...") esclarece un problema importante. Mientras la comisión no adopte medidas positivas para *fomentar* el empleo de estrategias de escaso riesgo de ensayos clínicos aleatorios en los estudios que afecten a niños (véase "The Epidemiology of the Gastrointestinal Randomized Clinical Trial", de E. Juhl, E. Christensen y N. Tygstrup; *New England Journal of Medicine,* vol. 296, página 20, 1977), sus derechos y salud estarán defendidos por un tigre de papel.

WILLIAM A. SILVERMAN

Greenbrae, California.

Los autores

IGNACIO V. SANDOVAL y PEDRO CUATRECASAS ("Microtúbulos y función celular") trabajan en los Laboratorios Wellcome, de los que el segundo es vicepresidente de investigación. Sandoval se graduó en medicina por la Universidad de Madrid en 1969; de 1971 a 1973 trabajó en la bioquímica de carbohidratos en el Instituto de Enzimología (CSIC) de Madrid; durante los dos años siguientes estuvo en el Departamento de Farmacología y Terapéutica Experimental de la Universidad Johns Hopkins investigando la regulación y función de los microtúbulos celulares, trabajo que prosigue en los Laboratorios Wellcome. Cuatrecasas enseña en los departamentos de Farmacología de las Universidades de Duke y North Carolina. Graduado en 1962, el profesor Cuatrecasas realizó su trabajo de investigación en los National Institutes of Health, en donde estudió la relación, estructura y función de las proteínas y desarrolló la técnica de cromatografía por afinidad. Durante su paso por la Johns Hopkins se dedicó a la interacción de los receptores de la membrana celular con hormonas (insulina) y toxinas, y en cómo estas modifican la fisiología celular.

JOHN C. FIDDES ("La secuencia nucleotídica de un ADN vírico") es colaborador postdoctoral en el departamento de bioquímica y biofísica de la Universidad de California en San Francisco. Se graduó en 1973 en la Universidad de Edimburgo y prosiguió estudios de bioquímica en la Universidad de Cambridge. Más tarde, se unió al grupo de Frederick Sanger en el laboratorio de biología molecular del British Research Council y participó en la determinación de la secuencia nucleotídica del virus bacteriófago ΦX174.

DAVID M. BOORE ("El movimiento del suelo en los terremotos") es profesor adjunto de geofísica en la Universidad de Stanford. Se formó en Stanford y en el Instituto de Tecnología de Massachusetts, en donde se doctoró en geofísica en 1969. Trabajó el año siguiente en el M.I.T. y se pasó luego a la sismología aplicada, siendo investigador asociado del National Research Council al servicio del U.S. Geological Survey. Aquí trabajó en evaluación de riesgos sísmicos estudiando, por ejemplo, "las características de los parámetros de los movimientos del suelo para el oleoducto de Alaska y la presa de Los Angeles".

MARTIN M. KAPLAN y ROBERT G. WEBSTER ("La epidemiología de la gripe") comparten un común interés en la epidemiología molecular: el estudio de la relación entre la enfermedad infecciosa y la estructura y función de los virus. Kaplan ocupa en la actualidad el puesto de director general de la Pugwash Conferences on Science and World Affairs, con base en Ginebra. Miembro del cuerpo profesional de la Organización Mundial de la Salud durante 26 años, fue jefe de las actividades sanitarias veterinarias de este organismo y trabajó después en la sede del director general como consejero científico especial y director de promoción de desarrollo e investigación. Kaplan se retiró el año pasado de la OMS para ocupar su nuevo cargo, en las Pugwash Conferences, y continuar su labor de investigación en epidemiología e inmunología. Webster es miembro del cuerpo profesional del St. Jude Children's Research Hospital de Memphis, Tenn., y director de uno de los centros americanos colaboradores de la OMS en problemas de ecología de los virus gripales animales. Junto con Graeme Laver, de la Universidad Nacional de Australia, desarrolló una vacuna basada en subunidades del virus gripal que, a diferencia de las vacunas que emplean la partícula completa, no es tóxica. Kaplan y Webster agradecen a Bernard C. Easterday, de Wisconsin, su ayuda en la preparación de este artículo.

EDWIN H. LAND ("La teoría retinex de la visión del color") es presidente, director de investigación y consejero delegado de la Polaroid Corporation. En Harvard, en donde estudió, desarrolló un nuevo tipo de filtro polarizador en forma de una lámina sintética extensiva. En 1937 fundó la compañía Polaroid dedicada a la investigación en el nuevo campo de la polarización aplicada, y en 1944 comenzó su obra pionera del desarrollo de la fotografía instantánea. Catorce veces galardonado honoríficamente, el año pasado fue acogido en el National Inventors Hall of Fame. Durante los últimos veinticinco años se ha dedicado al estudio de los mecanismos de la visión del color.

WILLIAM F. HARRIS ("Disclinaciones") es profesor adjunto de microbiomecánica en el departamento de ingenieria química de la Universidad de Witwatersrand, en donde se graduó en 1962. Continuó sus estudios con L. Edward Scriven en la Universidad de Minnesota. Volvió a Witwatersrand, en cuyo departamento de física estudió la fractura de los metales. En el curso de este trabajo se enfrentó con la teoría de las dislocaciones en cristales y se interesó por sus posibles aplicaciones a la biología. De nuevo en el Scriven's Laboratory, investigó el papel de las dislocaciones y de los fenómenos relacionados con ellas en las membranas y en las envolturas de los microorganismos.

BERTHOLD K. HOLLDOBLER y EDWARD O. WILSON ("Hormigas tejedoras") enseñan biología en la Universidad de Harvard; están especializados en el comportamiento social de los insectos. Alemán de nacimiento, Hölldobler se educó en las Universidades de Würzburg y de Frankfurt, en la última de las cuales recibió el doctorado en 1969. Llegó a Harvard en 1973. Ahora es profesor del curso básico de comportamiento animal en Harvard y está llevando a término un programa de investigación sobre ecología de comportamiento de las hormigas, en el laboratorio y en el campo. Wilson es profesor de ciencias de la cátedra Frank B. Baird, en Harvard, y conservador de la sección de entomología del Museo zoológico de la Universidad. Dos obras suyas muy conocidas son: *The Insect Societies* (1971) y *Sociobiology: The New Synthesis* (1975).

GEOFFREY WAINWRIGHT ("Una aldea céltica en el sur de Inglaterra") es inspector de monumentos antiguos en el Departamento Británico del Medio Ambiente. Estudió en el University College de Cardiff y en el Instituto de Arqueología de la Universidad de Londres, donde se graduó en 1961. Después de tres años como profesor de arqueología ambiental en la Universidad de Barodia, en la India, ingresó en el Departamento del Medio Ambiente y dirigió numerosas excavaciones de rescate en Inglaterra y Gales.

Microtúbulos y función celular

De los cientos de proteínas estructurales que existen en la célula, la tubulina está siendo objeto de intensa atención y estudios especiales. ¿Motivo? De la polimerización de esta proteína resulta una de las estructuras celulares más fascinantes: el microtúbulo

Ignacio V. Sandoval y Pedro Cuatrecasas

En un principio descritos por Fawcett y Porter en los cilios, la existencia de los microtúbulos (fibrillas submembranosas del citoplasma celular) ha sido confirmada en todas las células eucarióticas, siempre, como ya veremos, formando parte de las superestructuras celulares más complejas. Entre otros sitios, los microtúbulos se hallan componiendo las fibras de cilios y flagelos. Los primeros pasos en la bioquímica del microtúbulo fueron dados por los grupos de Renard, estudiando los flagelos de *Tetrahimena,* y Stephens, investigando los flagelos del esperma de erizo de mar. Ambos grupos lograron extraer una proteína globular muy ácida, con un coeficiente de sedimentación de 6 Svedberg (1 Svedberg equivale a 10^{-13} cm/s/unidad de campo), que en condiciones drásticas se disocia en dos subunidades de idéntico peso molecular (55.000 daltons) con propiedades fisicoquímicas muy similares. El que esta proteína fuera la más abundante entre las proteínas extraídas de los microtúbulos flagelares hizo pensar que se trataba de la subunidad estructural del microtúbulo. La proteína fue bautizada "tubulina" por Weisenberg después de observar, *in vitro,* su reacción irreversible con la colchicina, droga que cuando se administra a las células causa la destrucción de sus microtúbulos.

Sin embargo, los intentos de reconstruir los microtúbulos a partir de preparaciones homogéneas de tubulina fracasaron uno tras otro. El éxito llegó cuando Weisenberg incubó extractos crudos de cerebro (tejido muy rico en tubulina) en condiciones fisiológicas de pH, relativamente neutro (6,8), fuerza iónica (0,1 molar) y temperatura (37 grados Celsius), manteniendo el estado reducido de los grupos sulfhidrilo (SH) de la tubulina y añadiendo magnesio (0,5 milimolar) y el nucleótido 5' guanosintrifosfato (GTP). Como ya veremos, el requerimiento de GTP no constituyó ninguna sorpresa por haberse detectado su presencia en todas las preparaciones de tubulina.

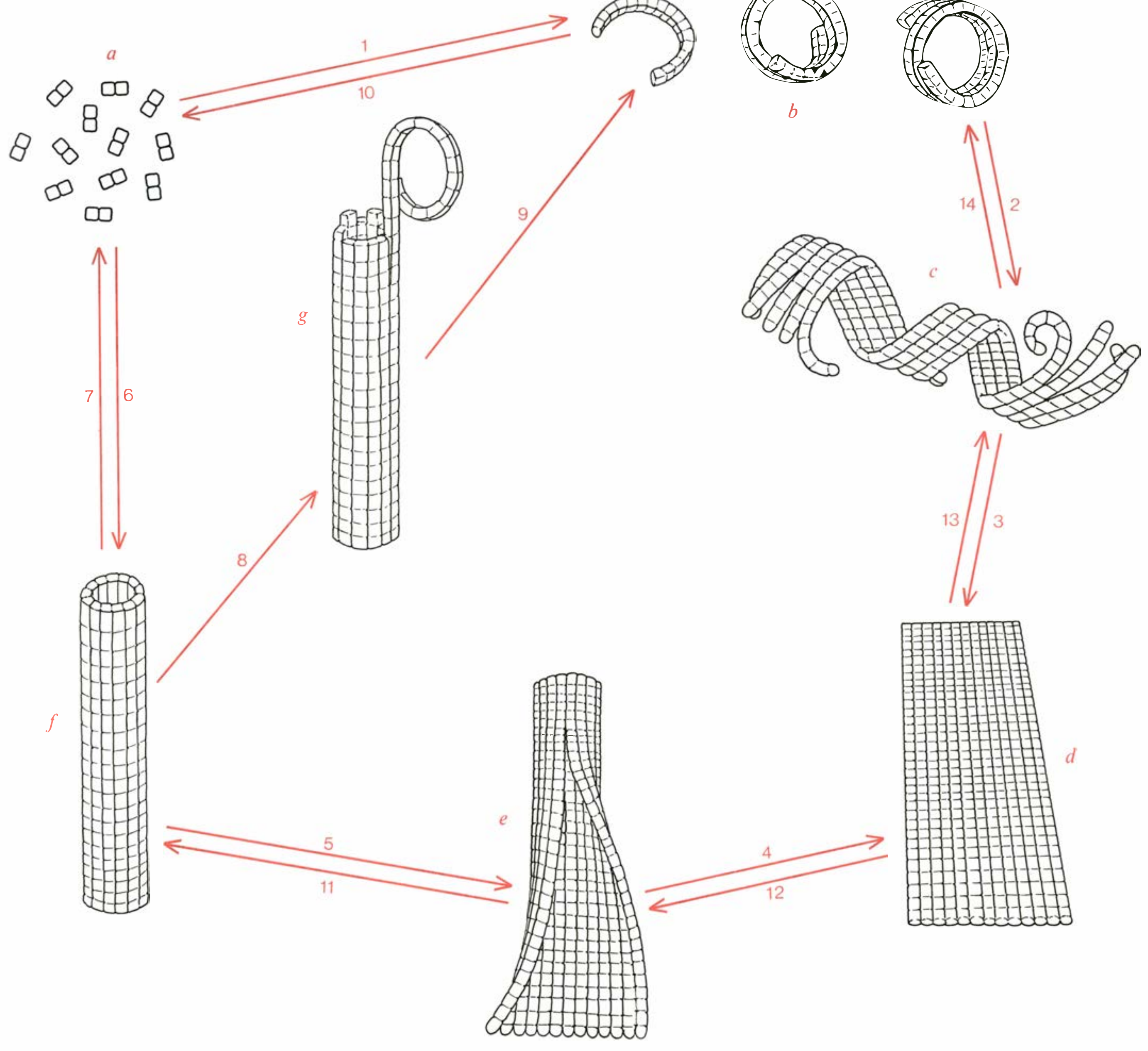
La definición de las condiciones óptimas de polimerización de la tubulina, junto con la capacidad de las temperaturas bajas (0-4 grados Celsius) de destruir los microtúbulos formados, ha hecho posible la purificación fácil y rápida de cantidades considerables de tubulina con capacidad de polimerizar *in vitro.* Todo consiste en separar los pesados microtúbulos del material celular soluble mediante centrifugación, para seguidamente destruirlos, solubilizándolos a 0 grados Celsius, y separarlos del material celular insoluble por el mismo procedimiento. La repetición por dos veces de este ciclo de polimerización-depolimerización da lugar a tubulina purificada en un noventa por ciento. En teoría, pueden obtenerse hasta 4 miligramos de tubulina por gramo de cerebro, dado que la tubulina constituye el 10 por ciento de las proteínas solubles del cerebro.

La obtención fácil y abundante de tubulina con capacidad de polimerizar y la posibilidad de destruir, con drogas (colchicina, vincaalkaloides, podofilotoxina), iones Ca^{++} y bajas temperaturas, los microtúbulos formados, ha ayudado considerablemente a entender el mecanismo de ensamblaje de la tubulina en microtúbulos.

Cuando las preparaciones de microtúbulos purificados se incuban a cero grados, se puede comprobar al microscopio electrónico la substitución de los microtúbulos por anillos dobles y sencillos formados por subunidades globulares. ¿Qué nos dicen estos anillos acerca del ensamblaje de la tubulina en los microtúbulos? La centrífuga analítica ha contestado a parte de esta pregunta, al comprobarse que los anillos (cuyo coeficiente de sedimentación es de 30-36 Svedberg) tratados con concentraciones altas de sal, se desintegran en una única proteína (coeficiente de sedimentación 6S), que analizada en sus propiedades fisicoquímicas resulta ser tubulina *(véase la ilustración de la página opuesta).* La otra parte de la pregunta la ha contestado la microscopía electrónica. La incubación de los anillos a 37 grados Celsius, en condiciones óptimas para la polimerización de la tubulina en microtúbulos, resulta en su desenroscamiento en filamentos, la asociación lateral de éstos en láminas helicoidales y el plegamiento de éstas en el microtúbulo acabado. Igualmente, el deshilachamiento de los microtúbulos, a bajas temperaturas, en filamentos que se enrollan conforme se separan unos de otros *(véase la ilustración en cuestión)* para finalizar formando anillos, revela que los microtúbulos son el resultado de la asociación lateral de filamentos de tubulina.

¿Es, pues, obligatoria la integración de la tubulina en filamentos y posteriormente en láminas para formar el microtúbulo? No necesariamente. La desintegración del microtúbulo no sólo resulta en filamentos *(véase la ilustración de la página citada),* sino también en dímeros (conjunto formado por dos moléculas) aislados de tubulina que sin capacidad de formar filamentos pueden, sin embargo, prolongar los microtúbulos ya iniciados.

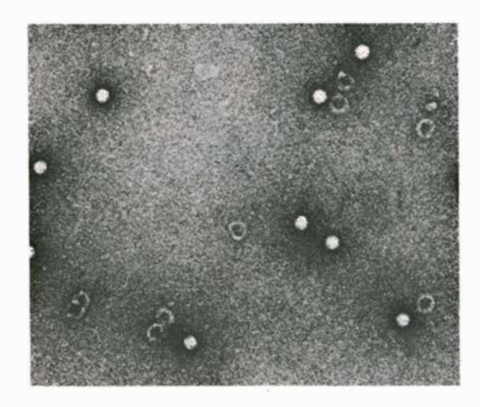
La existencia de tubulina con y sin la capacidad de formar filamentos, nos lleva a preguntarnos si dicha proteína contiene en su molécula toda la informa-

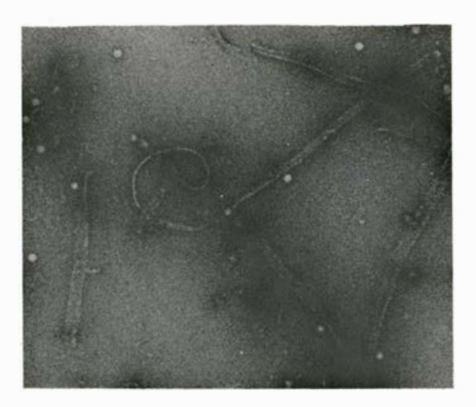


CICLO DE FORMACION Y DESINTEGRACION del microtúbulo. La obtención fácil y abundante de tubulina con capacidad de polimerizar, y la posibilidad de destruir los microtúbulos formados, ha ayudado a entender el mecanismo de ensamblaje de la tubulina en microtúbulos. Las fases de éste aparecen esquematizadas: tubulina *(a)*; filamentos enroscados, formando anillos *(b)*; lámina helicoidal *(c)*; lámina plana *(d)*; lámina plegada *(e)*; microtúbulo *(f)*; microtúbulo en proceso de desintegración *(g)*. La formación del microtúbulo a partir de la tubulina es el resultado de la polimerización de esta proteína en filamentos *(1)* y del subsiguiente ordenamiento lateral de éstos *(2* a *5)*. El microtúbulo puede desintegrarse en filamentos *(8* y *9)* en unidades de tubulina *(6)*. Esquema hecho a partir de los modelos de Kirschner y Erickson.

ción necesaria para formar el microtúbulo. La contestación parece ser, "sí... pero". El "sí" es el éxito de Lee y Timaseff en reconstruir el microtúbulo a partir de tubulina pura, a concentraciones de magnesio no fisiológicas (10 milimolar), y el nuestro al hacerlo a concentraciones fisiológicas de magnesio en presencia del análogo del nucleótido GTP, GMP (CH_2) PP (5' guanosin-metilen-difosfato). El "pero" viene dado por la incapacidad de la tubulina pura para organizarse en filamentos y microtúbulos, a concentraciones fisiológicas de magnesio y en presencia de GTP. Kirschner ha demostrado que la ruptura de los filamentos de tubulina en presencia de tubulina pura marcada con tritio (^3H), que es el isótopo radiactivo del hidrógeno, resulta en la incorporación de esta última a los filamentos, cuando a éstos se les permite reorganizarse. Su conclusión de que la tubulina que forma los filamentos es idéntica a la excluida de ellos, le ha llevado a postular que la tubulina no contiene la información necesaria para formar los filamentos y, por tanto, el microtúbulo.

¿Quién es, o quiénes son los responsables de la organización de los dímeros de tubulina? Tratando con fosfocelulosa los microtúbulos depolimerizados, Weingarten y colaboradores han observado que el atrapamiento de las proteínas básicas presentes en la preparación acaba con la pérdida de la capacidad de la tubulina para polimerizar en filamentos y formar microtúbulos. Consecuentemente, la recuperación de las proteínas atrapadas en la fosfocelulosa y su adición a preparaciones de tubulina sin capacidad de polimerizar resulta en la formación de filamentos y microtúbulos. De la capacidad de la tubulina para formar microtúbulos en presencia y ausencia de proteínas básicas parece razonable concluir que la tubulina contiene en su molécula la información necesaria para





AL INCUBAR las preparaciones de microtúbulos purificados, a cero grados Celsius, puede comprobarse, al microscopio electrónico, la substitución de los microtúbulos por anillos dobles y sencillos formados por subunidades globulares *(izquierda)*. La incubación de los anillos a 37 grados Celsius, en condiciones óptimas para la polimerización de la tubulina en microtúbulos, resulta en su desenroscamiento en filamentos, la asociación lateral de éstos en láminas helicoidales y el plegamiento de las láminas en el microtúbulo acabado *(centro* y *derecha)*. Las fotografías son de las fases *b*, *c* y *d-e* de la ilustración anterior, aumentadas 52.000, 36.000 y 29.000 veces con el microscopio electrónico.

organizarse en microtúbulos, pero que ésta sólo se expresa en determinadas condiciones; por ejemplo, a concentraciones altas de magnesio, o a concentraciones bajas de magnesio en presencia de ciertas proteínas o análogos del GTP, como GMP(CH_2)PP. El debate en torno a las proteínas retenidas por la fosfocelulosa se centra, ahora, en saber si su capacidad de organizar la tubulina es fisiológica o no. Puede ocurrir que de la interacción de estas proteínas con la tubulina resulte una mayor afinidad de ésta por el magnesio y, como consecuencia, la formación del microtúbulo. Otra posibilidad es que, de la misma interacción, resulte la estabilización del microtúbulo ya formado, como parece sugerirlo el que la red de proteínas que cubre normalmente al microtúbulo no exista en los microtúbulos formados en ausencia de proteínas básicas. El problema no es sencillo porque cerca de veinte proteínas que forman el 5 por ciento de la proteína microtubular se eliminan de los microtúbulos por acción de la fosfocelulosa.

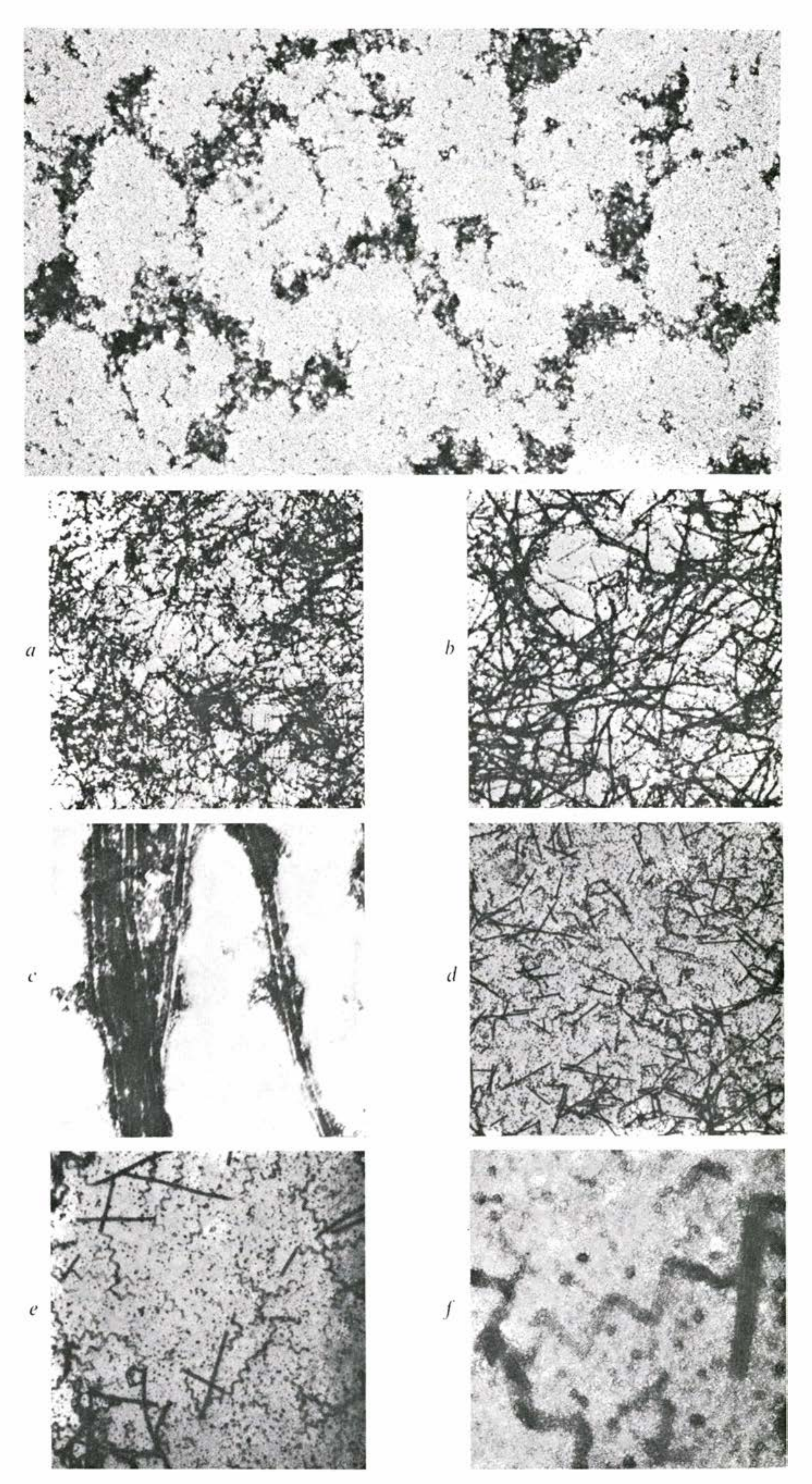
¿Cuál o cuáles de estas proteínas promueven la capacidad de la tubulina para organizarse en filamentos y microtúbulos? Keats y Halls reclaman la prioridad para una proteína de alto peso molecular (200.000 daltons) mientras que el grupo de Kirschner se inclina por una proteína de peso molecular más bajo (70.000 daltons). Ambas proteínas, y algunas más, podrían condicionar la polimerización de la tubulina. Por ejemplo, comparando la capacidad de polimerización de las tubulinas de cerebros de ratas adultas y fetos, nosotros hemos comprobado que la capacidad de la tubulina fetal de polimerizar en microtúbulos se pierde cuando el extracto cerebral se centrifuga a alta velocidad (por ejemplo, 100.000 revoluciones × gravedad, durante 1 hora), mientras que este mismo tratamiento no altera la capacidad de polimerizar la tubulina adulta. Consecuentemente con estos resultados, la adición de la fracción extraída de la tubulina fetal por centrifugación devuelve a ésta la capacidad de polimerizar en microtúbulos. ¿Es también una proteína la que determina la capacidad de la tubulina fetal para organizarse? La respuesta es afirmativa, pues el tratamiento de la fracción de 100.000 × *g* (donde *g* es el valor de la gravedad) con el enzima proteolítico tripsina destruye su capacidad de organizar la tubulina en microtúbulos. El que las proteínas básicas contenidas en el sobrenadante de 100.000 × *g* sean capaces de inducir la polimerización de la tubulina adulta pero no de la fetal, el que ésta sea inducida por una o varias proteínas sedimentando a 100.000 revoluciones × *g* y el que el glicerol promueva la polimerización de la tubulina adulta pero no de la fetal, nos hace pensar que las proteínas determinantes de la polimerización de la tubulina, *in vitro*, no son únicas.

Entre los requisitos, descritos por Weisenberg, para que la tubulina pueda polimerizar en microtúbulos es particularmente llamativo el requerimiento del nucleótido GTP. ¿Por qué este requerimiento? Si una vez purificada la tubulina se la equilibra con GTP a 0 grados Celsius y se analiza su contenido en nucleótido, resulta que cada molécula de tubulina contiene dos moléculas de GTP. De estos dos GTP, uno de ellos se liga y desliga con extrema facilidad de la proteína, intercambiándose rápidamente con GTP añadido a la solución de tubulina, mientras que el segundo GTP permanece virtualmente pegado a la proteína, sin participar en ningún intercambio.

¿Se modifican o consumen los GTP durante la polimerización de la tubulina en el microtúbulo? Si permitimos la formación de los microtúbulos elevando la temperatura de una solución de tubulina a 37° Celsius, y a continuación examinamos el contenido en GTP de la tubulina, observaremos que de los dos GTP iniciales sólo queda uno por molécula de tubulina. ¡El GTP intercambiable se ha convertido en guanosindifosfato (GDP) (GMPP)! ¿En qué grado depende la polimerización de la tubulina, de la conversión del GTP intercambiable en GDP? ¿Cómo y cuándo sucede esta conversión? La conversión de GTP en GDP es el resultado de la actividad de un enzima hidrolítico llamado guanosintrifosfatasa (GTPasa), actividad que posiblemente reside en una proteína asociada a la tubulina. Sin embargo, es cuestionable que la hidrólisis del GTP en GDP y fosfato inorgánico sea requisito fundamental en la formación del microtúbulo a partir de tubulina. Recientemente Arai y Kaziro han demostrado que la tubulina polimeriza en microtúbulos cuando el GTP (GMPPP) se sustituye por su análogo no hidrolizable, 5′ guanosin-imidotrifosfato (GMPP(NH)P). El que los microtúbulos resultantes, aunque morfológicamente idénticos a los obtenidos con GTP, ofrezcan mayor resistencia a su depolimerización por el calcio, ha hecho pensar a Weisenberg que la hidrólisis del GTP puede necesitarse solamente para facilitar la depolimerización del microtúbulo. Con posterioridad, nosotros hemos observado que los microtúbulos formados en GMP(CH_2)PP son mucho más resistentes al calcio que los formados en GMPP(NH)P y que el calcio parece abrir los microtúbulos formados en GMP (CH_2)PP en las láminas helicoidales de cuyo plegamiento resulta el microtúbulo. Estas láminas parecen ser extremadamente inestables cuando se sustituye el GMP(CH_2)PP por GTP o GMPP(NH)P y nunca aparecen cuando se trata con calcio a los microtúbulos ensamblados con estos dos nucleótidos. La diferencia

entre GMP(CH_2)PP y GMPP(NH)P reside en que en el primer nucleótido es el enlace α-β p-p el resistente a la hidrólisis, mientras que en el segundo nucleótido es el enlace β-γ. (Los nucleótidos son moléculas formadas por un azúcar del grupo de las pentosas –la ribosa o la desoxirribosa–, un ácido fosfórico y una base nitrogenada, purínica o pirimidínica.) Existe la posibilidad de que ambos nucleótidos, aun siendo diferentes, reflejen la importancia de la hidrólisis del fosfato terminal del GTP en la depolimerización del microtúbulo. Por ejemplo, el grupo metileno (CH_2) en posición α-β puede alterar la geometría del nucleótido, de tal forma que lo haga irreconocible al enzima encargado de hidrolizar el fosfato terminal. Sin embargo, el que la incubación a 37 grados Celsius de GMP(CH_2)PP con tubulina resulte en la formación de GMP(CH_2)P y el que los microtúbulos formados con GMP(CH_2)PP sean mucho más resistentes al calcio que los formados en GMPP (NH)P, sugiere que éste no es el caso. Además, la polimerización de la tubulina en extractos crudos de cerebro es eficiente en un cien por ciento cuando se estudia a concentraciones saturantes de GMP(CH_2)PP, mientras que lo es sólo en un cuarenta por ciento en presencia de GMPP(NH)P y GTP. ¿Es posible que durante, o después de, la formación del microtúbulo se produzca la hidrólisis secuencial de los fostatos γ y β del GTP, y que el microtúbulo GMPP(NH)P sea diferente del GMP(CH_2)PP? Lo es. Recientemente Zeeberg y colaboradores han detectado la existencia transitoria de GMP (Gp) en preparaciones de tubulina incubada con [$^{32}P_i$] (Pi=fosfato inorgánico) a 37 grados Celsius. Como hemos dicho antes la formación de GMP podría favorecer la depolimerización del microtúbulo por el calcio y esto explicaría la mayor resistencia de los microtúbulos ensamblados en GMP (CH_2)PP y GMPP(NH)P a la depolimerización.

También es muy interesante que cantidades catalíticas de GTP basten para una eficaz polimerización de la tubulina. MacNeal y colaboradores han demostrado que, en presencia de un sistema enzimático capaz de reconvertir en GTP el GDP formado durante la polimerización, concentraciones de GTP muy inferiores a la concentración de tubulina en el ensayo causan la completa polimerización de ésta. Tal resultado hace pensar que sólo el contacto fugaz del GTP intercambiable puede ser suficiente para que la tubulina polimerice. Sería muy interesante comprobar si los microtúbulos que



RESISTENCIA AL CALCIO de los microtúbulos formados con GMP(CH_2)PP. Tubulina purificada (0,5 mg/ml) se incubó con GMP(CH_2)PP (1 mM) y los microtúbulos resultantes fotografiados con el microscopio electrónico a 4 000 *(a)*, 10.000 *(b)* y 100.000 *(c)* aumentos. Una vez formados los microtúbulos, se añadió calcio ($CaCl_2$, 2 mM) y las estructuras existentes en la preparación, fotografiadas a 4 000 *(d)*, 10.000 *(e)* y 100.000 *(f)* aumentos. Nótese la persistencia de los microtúbulos y la aparición de abundantes láminas helicoidales. La adición de calcio a los microtúbulos formados con guanosín trifosfato (GTP) resultó en su completa ruptura y sólo agregados amorfos de tubulina fueron vistos al microscopio electrónico (*g*, 10.000 aumentos).

carecen del nucleótido intercambiable son o no son más resistentes al calcio.

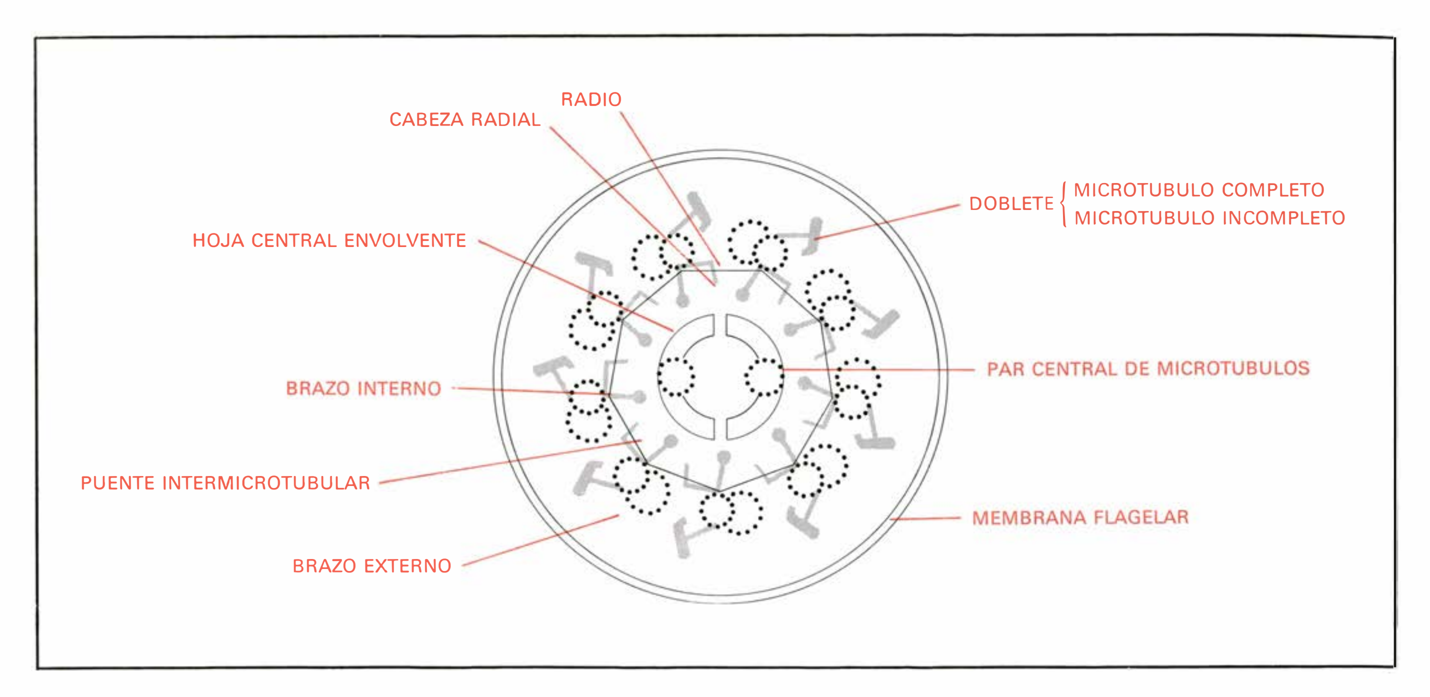
Dada la presencia exclusiva de GTP y GDP en preparaciones de tubulina purificada en ausencia de nucleótidos (el tratamiento de extractos crudos de cerebro con vinblastina permite la extracción rápida de la tubulina, sin una mayor disociación de su nucleótido intercambiable), cabía pensar que a ningún otro nucleótido le fuera dado reemplazar al GTP en la polimerización de la tubulina. Sin embargo, se ha podido comprobar que esto no es así. Una amplia gama de nucleosidotrifosfatos es capaz de inducir la polimerización de la tubulina en microtúbulos. ¿Es este fenómeno una simple curiosidad del tubo de ensayo o tiene algún significado fisiológico? El bioquímico está acostumbrado a forzar la especificidad de interacción de las moléculas jugando con su concentración. De hecho, en el caso de la tubulina, el GTP es desplazado de la proteína sólo por concentraciones muy superiores de otros nucleótidos. Una vez dentro de la proteína, podría esperarse que cualquiera de estos nucleótidos se comporte como el GTP. Sin embargo, como alternativa para explicar la especificidad del nucleótido, Jacobs ha propuesto la existencia de un enzima, una fosfotransferasa inespecífica que regeneraría el GTP, transfiriendo el fosfato terminal de cualquier nucleosidotrifosfato al GDP existente en la tubulina depolimerizada. Esta teoría no explica, sin embargo, nuestras observaciones de que nucleótidos como el AMPP (NH)P y el AMP (CH_2)PP no solamente son efectivos en inducir la formación de microtúbulos, sino que éstos son cualitativamente diferentes (más resistentes al calcio) de los formados en GTP o ATP (5' adenosintrifosfato). Tampoco explica la actividad fosfotransferasa, porque el AMP (CH_2)PP es más efectivo que el ATP en promover la polimerización de la tubulina.

El ensamblaje de la tubulina resulta en el microtúbulo. Pero, ¿cómo utiliza la célula el microtúbulo para que éste cumpla una función? El mayor contraste entre los microtúbulos ensamblados *in vitro* y los observados en la célula estriba en el gran desorden de los primeros y el gran orden que muestran los segundos. Descubriendo la organización microtubular en los cilios, los flagelos, el huso mitótico y la red citoplásmica microtubular, se ha entendido que no hay función microtubular sin la organización del microtúbulo en estructuras de orden superior. Hablando, pues, de niveles de organización, puede decirse que la tubulina es al microtúbulo lo que el microtúbulo es a las superestructuras que forma; a saber: una unidad estructural.

¡Es increíble la perfección geométrica en que los microtúbulos se disponen en cilios y flagelos! *(véase la ilustración de la página opuesta).* Secundando la información contenida en los llamados cuerpos basales, los microtúbulos de cilios y flagelos se disponen en nueve dobletes periféricos envolviendo a dos microtúbulos centrales. La observación detallada de cada doblete revela la existencia de un microtúbulo completo *(A),* formado por trece filamentos, a una de cuyas paredes se adosa un microtúbulo incompleto *(B)* formado por diez filamentos. De todos los microtúbulos, el par central parece ser el menos fundamental para el funcionamiento normal del cilio, ya que su número llega a variar desde un par hasta siete pares, y en algunos casos se ha observado su sustitución por una estructura no microtubular de morfología no bien definida. Toda esta compleja superestructura microtubular se mantiene tal cual mediante puentes que, teniendo su origen en los microtúbulos *A*, conectan los nueve dobletes periféricos entre sí (proteína nexina) y mediante radios que, naciendo también de los microtúbulos *A*, acaban en una cabeza bien diferenciada que conecta, ocasionalmente, con la hoja que envuelve y une entre sí el par de microtúbulos centrales. Ambos, puentes y radios, se extienden con precisión y periodicidad admirable, siendo la segunda más difícil de explicar por no encontrarse periodicidad alguna en la tubulina que forma la pared de los microtúbulos: periodicidad que, no por comprenderse menos, es seguramente menos real. Pero sin duda, la subestructura más fascinante de cilios y flagelos son los brazos que, naciendo periódicamente del microtúbulo *A*, se extienden hacia el microtúbulo *B* del doblete vecino. Gibbson ha demostrado que la amputación de estos brazos provoca la inmovilización del flagelo, y que éste recobra el movimiento después de que se sueldan los brazos amputados, con matemática precisión, a los microtúbulos *A*, de los cuales se quitaron. Gibbson ha demostrado también que el movimiento flagelar requiere ATP como fuente de energía, que los brazos del microtúbulo *A* se quedan clavados en el microtúbulo *B* cuando el ATP se elimina rápidamente, y que la energía del ATP es extraída, para ser convertida en movimiento, por la actividad catalítica del enzima ATPasa de una proteína (dienina) existente en los brazos. El resultado del deslizamiento de unos dobletes sobre otros, impelidos por los brazos de los microtúbulos *A*, y de la restricción de este deslizamiento por los puentes y radios que conectan los microtúbulos entre sí, es el movimiento en látigo del flagelo.

Digamos algo de otras dos contribuciones más del estudio de los cilios y flagelos para la comprensión del microtúbulo. El grupo de Rosenbaum ha estudiado el papel organizador de los cuerpos basales en la formación de los flagelos, purificándolos y añadiéndolos a soluciones de tubulina incubadas en condiciones de polimerización. Ha observado que no sólo los microtúbulos muestran una tendencia a iniciarse y prolongarse a partir de los cuerpos basales (o centro de formación de los mismos), sino que lo hacen, preferentemente, a partir del extremo que actúa como inductor en el flagelo *in vivo*. ¡Los cuerpos basales de cilios y flagelos, de los cuales la tubulina es un constituyente fundamental, mantienen su polaridad *in vitro*! Igualmente interesante es el hecho de que a estos cuerpos basales les sea indiferente organizar sus microtúbulos con trece o diez filamentos, utilizando tubulina extraída de cilios o del cerebro de cualquier mamífero. Esto habla no sólo de una extraordinaria conservación de la tubulina en la evolución, sino de la plasticidad del dímero de tubulina para cerrarse en microtúbulo de diferente diámetro.

Si cilios y flagelos maravillan por la perfección de su geometría, el huso mitótico añade a su perfección geométrica la perfecta puntualidad con que se estructura y desintegra dentro del ciclo celular *(véase la ilustración de la página 12).* Llama la atención el que siendo el microtúbulo el constituyente principal de los cilios y del huso mitótico, su organización difiera tanto de uno a otro. La explicación reside en la diferente información organizadora contenida en los cuerpos basales de los cilios y en los centriolos del huso mitótico y los kinetócoros (centrómeros) de los cromosomas. Observados al microscopio electrónico, centriolos y kinetócoros se muestran como organizadores indudables de los microtúbulos que nacen y se extienden entre ambos. Es razonable suponer que en un momento dado del ciclo celular, ambos, centriolos y kinetócoros, quedan activados en su capacidad organizadora, siendo el resultado la formación del huso mitótico y, a la larga, la partición equitativa de los cromosomas de la célula madre entre las dos células hijas, Hoy día, no sólo se aíslan los husos mitóticos de las células en división sino que



LA PERFECCION GEOMETRICA con que los microtúbulos se disponen en cilios y flagelos es admirable. Obedeciendo a la información contenida en los llamados cuerpos basales, los microtúbulos de cilios y flagelos se disponen en nueve dobletes periféricos envolviendo a dos microtúbulos centrales. La observación detallada de cada doblete revela la existencia de un microtúbulo completo, formado por trece filamentos, a una de cuyas paredes se adosa un microtúbulo incompleto, formado a su vez por otros diez filamentos. La estructura flagelar del diagrama superior corresponde al corte transversal de un flagelo y está basado en los estudios del doctor Gibbons.

se los hace crecer, decrecer, desaparecer y volver a formarse al antojo del investigador. El truco fundamental, que consiste en romper las células en división en una solución de tubulina calentada a 37 grados Celsius, o en favorecer el ensamblamiento de la tubulina tratando las células en división con diferentes drogas (por ejemplo, glicoles de cadena larga, D_2O), hace pensar que los microtúbulos del huso mitótico se encuentran en equilibrio dinámico con el resto de la tubulina celular no polimerizada. Es interesante que en todos los casos en los que se ha jugado a variar las dimensiones del huso mitótico, el aumento de su tamaño (¡hasta ocho veces el original!) ha resultado no sólo de la prolongación de los microtúbulos ya existentes en el huso, sino de la formación de nuevos microtúbulos. Trabajando con los husos mitóticos en el tubo de ensayo, se ha observado que, una vez más, los centros encargados de la superestructuración del microtúbulo organizan la tubulina sin distinción de origen, y que, por ejemplo, la tubulina del cerebro de pollo compite con la de la almeja, por su integración en el huso mitótico de esta última.

¿Qué papel representan los microtúbulos que forman el huso mitótico en la distribución ordenada de los cromosomas duplicados entre las células hijas? Basándose en el equilibrio existente entre la tubulina superestructurada del huso mitótico y la no organizada, Inoué y Sato han propuesto que el movimiento de los cromosomas hacia los polos del huso viene determinado por este equilibrio. Para ello, bastaría que una vez alineados los cromosomas en el ecuador del huso se iniciara la depolimerización de los microtúbulos en ambos polos, acompañada al mismo tiempo por una polimerización continuada en el ecuador del huso. Como alternativa, o complemento de este proceso de polimerización-depolimerización que empujaría a los cromosomas hacia los polos, es posible que los microtúbulos formen el entramado estructural del huso, entramado pasivo sobre el que proteínas contráctiles del tipo actomiosina moverían los cromosomas.

Mientras que los cilios, los flagelos y el huso mitótico revelaron desde el principio la alta organización de su componente microtubular, no sucedió lo mismo con el citoplasma celular. La observación del citoplasma con el microscopio electrónico revelaba la existencia de microtúbulos, pero éstos aparecían dispersos, como desparramados al azar, y a lo que más se llegó fue a notar la existencia de haces de microtúbulos paralelos a la membrana celular. Por otra parte, la prueba de una relación morfológica entre los microtúbulos y los componentes del aparato celular secretor (aparato de Golgi, gránulos secretores) nunca fue lo suficiente categórica como para apoyar morfológicamente los resultados experimentales que sugerían la intervención activa de los microtúbulos en los procesos de secreción celular. Sin embargo, el examen global del citoplasma de los melanóforos reveló que, en estas células, los microtúbulos delimitaban las vías de desplazamiento desde el centro de la célula a la periferia, y viceversa, de los gránulos (melanosomas) que contienen el pigmento (melanina). Parecía, pues, posible que la organización de los microtúbulos en el citoplasma de otras células requiriese, para ser observada, el estudio global del citoplasma en células mínimamente manipuladas.

Esto es lo que se ha conseguido recientemente. En los laboratorios de Weber y Brinkley se ha puesto al descubierto la existencia de la extensa y complejísima red de microtúbulos que, en general, existe en todas las células. Cuando tubulina pura, obtenida por ejemplo del cerebro de vaca, se inyecta en un conejo, el sistema inmunológico de éste reacciona produciendo proteínas encargadas de neutralizar selectivamente la tubulina inyectada. Basándose en la especificidad de la interacción entre anticuerpo y antitubulina-tubulina, Weber y Brinkley han examinado la distribución de la proteína tubulina en el citoplasma de diversas células marcando los anticuerpos con fluorescente fluoresceína, lo que permite su examen al microscopio óptico. El estudio de fibroblastos diferenciados, con esta

técnica, ha puesto al descubierto la existencia en el citoplasma de una maravillosa y, como dijimos, complejísima red de microtúbulos *(véase la ilustración de la página opuesta)*. Esta red, que se extiende desde las proximidades del núcleo a la membrana celular, abarca todo el citoplasma y, haciéndose más densa en la periferia de la célula, dibuja perfectamente el contorno celular. Como cualquier malla desplegada, la red microtubular necesita organizarse sobre puntos que, a la vez que actúan como centros de iniciación, la estabilizan y la tensan. La siguiente pregunta a contestar será, pues, ¿de qué puntos se trata? Para contestarla, Weber provocó el colapso de la red incubando los fibroblastos con la droga antimicrotubular, colchicina; a continuación, observó los puntos de iniciación de la red después de quitar la droga. Sólo un punto intensamente fluorescente, cercano al núcleo, es observable en los fibroblastos cultivados en colchicina. Es más, una vez eliminada la colchicina, el examen de la célula, a diferentes intervalos de tiempo, revela la iniciación de la red microtubular a partir de dicho punto perinuclear. Parece evidente que este punto de intensa fluorescencia traduce la existencia de una estructura celular que, constituida al menos parcialmente por tubulina, tiene a su cargo la nucleación de la red microtubular. Prácticamente, nada se conoce acerca de esta estructura que podría ser semejante a un centriolo, pero ciertas observaciones empiezan a permitir contestar algunos de los interrogantes que plantea.

Cuando se trata con colchicina el fibroblasto diferenciado, la célula hasta entonces extendida sobre la superficie de cultivo, se retrae, se despega poco a poco, y, finalmente, involucionando, abandona la superficie en la que se asentaba. Todo este proceso copia fielmente la transición de la célula en reposo, diferenciada, a la célula en división, y, por extensión, la transformación de la célula normal en tumoral. Por eso, cuando Weber examinó la organización de los microtúbulos en el citoplasma de la célula transformada no debió sorprenderse demasiado de la ausencia de la red microtubular. En su lugar, y a intervalos más cortos que en las células normales, las células tumorales muestran su tubulina organizada exclusivamente en husos mitóticos que surgen y desaparecen al ritmo de la división celular *(véase la ilutración de la página siguiente)*.

De los estudios de Weber y Brinkley puede concluirse: las células diferenciadas poseen una amplia red microtubular, la cual desaparece transitoriamente en las células en división y no existe en las células tumorales, y, puesto que en ningún caso se ha observado la coexistencia de la red citoplasmática con el huso mitótico, cabe pensar que ambos resultan incompatibles. Es posible que la desarticulación de la red microtubular citoplasmática, seguida por la incapacidad de la célula para reconstruirla,sean causas y/o requisitos para la transformación de la célula normal en tumoral. De hecho, esfericidad y división acelerada son características esenciales de la célula tumoral y ambas son incompatibles con la existencia de la red microtubular citoplasmática. Finalmente, cabe preguntarse si la activación del centro de nucleación de la red microtubular puede o no prevenir o revertir la malignización celular.

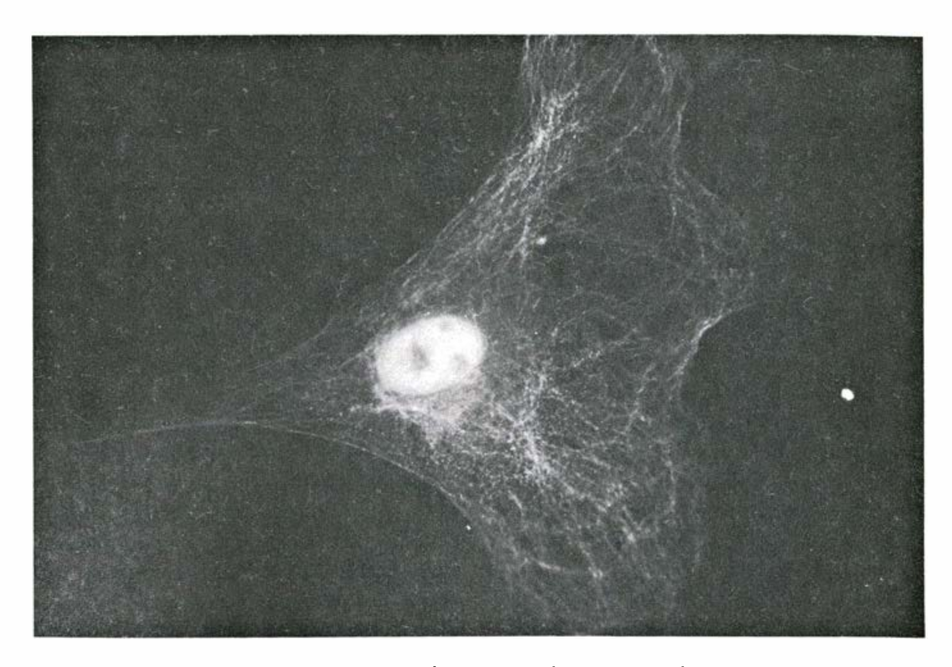


HUSO MITOTICO de un fibroblasto (PtK_1) en metafase. La tubulina presente en esta superestructura microtubular, al igual que en la que aparece en la ilustración de la página siguiente, fluorece como consecuencia de su interacción con anticuerpos antitubulina (IgG) y de la interacción de éstos a su vez con anticuerpos anti IgG marcados con fluoresceína. Llama la atención el que, siendo el microtúbulo el constituyente principal de los cilios y del huso mitótico, su organización difiera tanto de uno a otro. La explicación obvia se encuentra en la diferente información organizadora contenida en los cuerpos basales de los cilios y en los centriolos del huso mitótico y los kinetócoros de los cromosomas. Observados al microscopio electrónico, centriolos y kinetócoros se muestran como organizadores de los microtúbulos que nacen y se extienden entre ambos. En los casos en los que se ha ensayado la variación de las dimensiones del huso mitótico, el aumento de su tamaño resultó de la prolongación de los microtúbulos existentes y de la formación de otros nuevos. Nótense los cromosomas alineados en el ecuador del huso y las fibras y centriolos (polos) de éste fluoresciendo y revelando su propia estructura microtubular.

Hemos hablado de que la red citoplasmática microtubular es particularmente densa en las proximidades de la membrana celular *(véase la ilustración de la página opuesta)*. Un examen detenido de su organización con el microscopio electrónico revela que los microtúbulos se alinean en haces paralelos a la membrana celular. El resultado de este alineamiento es la formación de una red microtubular, a la que llamaremos periférica; al tapizar la cara interna de la membrana celular, la red periférica envuelve a la red microtubular citoplasmática. Puesto que esta red periférica se sitúa entre la red citoplasmática y la membrana celular, cabe preguntarse cuáles son sus relaciones morfológicas con ambas. Existe prueba experimental de que ambas redes están morfológicamente relacionadas. No sólo la desaparición de la red citoplasmática va acompañada de la desaparición de la red periférica en las células tumorales y en las células diferenciadas, sino que después de lavar las células tratadas con colchicina se observa que la reaparición de la red periférica culmina el montaje de la red citoplasmática.

¿Cuál es la relación de la red microtubular periférica con la membrana celular? Funciones de membrana celular tan características como la secreción e internalización de diferentes moléculas, la adhesividad, la forma y el movimiento celular, dependen en su realización de la existencia, posición correcta y movimiento de determinadas proteínas, estructurales y enzimáticas, en la membrana celular. Se necesitaba un método para estudiar la posición y el movimiento de las proteínas en la membrana celular; Edelman lo estableció obteniendo anticuerpos contra proteínas de la membrana, marcando estos anticuerpos con moléculas fluorescentes como la fluoresceína y la rodamina, y observando la distribución de la fluorescencia en la membrana celular, una vez que los anticuerpos fluorescentes han interaccionado con las proteínas de la membrana. En un principio, la superficie celular fluorece uniformemente, traduciendo la distribución uniforme de las proteínas antigénicas en la membrana, para luego fragmentarse en pequeñas islas fluorescentes que convergen, por último, en uno de los polos celulares. Utilizando esta técnica, Edelman observó que las concentraciones altas de la proteína hemaglutinante concanavalina A (ConA) impiden la movilización por anticuerpos de las proteínas antigénicas más diversas, perpetuando la fluorescencia uniforme de la membrana celular. Sorprendentemente, el efecto restrictivo de la ConA alcanza por igual a proteínas situadas lejos del punto de unión de la ConA en la membrana celular. Así, concentraciones de ConA-fluoresceína que cubren sólo el 4 por ciento de la superficie celular restringen el movimiento de proteínas marcadas con rodamina, en toda la extensión de la membrana celular. No se trata, pues, de la inmovilización directa de proteínas individuales o grupos de proteínas por moléculas de ConA ancladas en la membrana celular; se trata de una inmovilización propagada, activada por la ConA.

La clave para entender el carácter propagado de esta inmovilización ha sido dada por su ausencia en las células que son preincubadas con cualquier droga antimicrotubular (colchicina, podofilotoxina, vinblastina) antes de ser tratadas con ConA. Esta abolición del efecto restrictivo de la ConA por drogas antimicrotubulares sugiere que los microtúbulos situados en la proximidad de la membrana celular, y que forman la red periférica, restringen el movimiento de las proteínas en la membrana celular. Muy recientemente, Edelman ha observado que la malignización celular, a la vez que causa el colapso de las redes microtubulares, contrarresta el efecto restrictivo de la ConA. Es más, al infectar fibroblastos con mutantes del virus SV40 (los cuales crecen y malignizan a las células a 37 grados Celsius, pero no a 41 grados Celsius) Edelman ha descubierto que las células malignizadas y cultivadas a 41 grados Celsius recobran sus redes microtubulares y el efecto restrictivo de la ConA sobre el movimiento de las proteínas, en el plano de la membrana celular.



REDES MICROTUBULARES citoplasmática y periférica en una célula embrionaria de hamster. En los laboratorios de Weber y Brinkley se ha puesto al descubierto la existencia de la extensa y complejísima red de microtúbulos que, en general, se da en todas las células. Basándose en la especificidad de la interacción anticuerpo antitubulina-tubulina, ambos autores han examinado la distribución de la proteína tubulina en el citoplasma de diversas células marcando los anticuerpos con fluorescen fluoresceína, lo que permite su examen al microscopio óptico. Esta red, que se extiende desde las proximidades del núcleo a la membrana celular, abarca todo el citoplasma y, haciéndose más densa en la periferia de la célula, dibuja perfectamente el contorno celular. En la fotografía se aprecia el núcleo celular en el centro de la célula y el contorno de ésta bien delimitado por la red periférica; también puede observarse la red citoplasmática englobando el núcleo y extendiéndose desde éste a la red periférica. (Cortesía de Brinkley.)

Sin embargo, cabe que el movimiento de las proteínas en la membrana celular sea regulado de forma más compleja que lo que indican los experimentos realizados con ConA. Recientemente, Schlessinger, Axelrod D. y colaboradores han estudiado el movimiento espontáneo de las proteínas de la membrana celular. Para ello han marcado estas membranas con proteínas como la ConA univalente o fragmentos univalentes de anticuerpos (marcados con fluoresceína o rodamina) que, por reaccionar individualmente con las proteínas estudiadas, carecen de la capacidad de ayuntarlas en grupos y de provocar su movimiento. El movimiento espontáneo de las proteínas marcadas se estudia decolorando con un rayo láser puntiforme una pequeñísima área (3 micrómetros cuadrados) de la total fluorescente cubierta por la proteína estudiada y anotando el tiempo requerido para que dicha área decolorada recobre su fluorescencia. Tres han sido las principales conclusiones de estos experimentos. En primer lugar, el área decolorada nunca recobra su fluorescencia original; habiendo sido descartado, con los controles apropiados, el posible daño de la proteína bombardeada por el láser, ello supone la existencia de una misma proteína en dos estados distintos, móvil e inmóvil. Si estos dos estados de una misma proteína determinan funciones diferentes o la regulación de una misma función, es algo que no se conoce. En segundo lugar, el coeficiente de difusión de las proteínas estudiadas en la matriz lipídica de la membrana varía sólo dentro de los límites estrechos (10^{-10} cm²/seg) y es cien veces menor, más lento, que el de los lípidos de la membrana estudiados con el mismo método: lo que nos habla de las proteínas moviéndose como icebergs lentos en un mar de lípidos muy alborotado. Por último, la incorporación de ConA univalente en la membrana celular produce una drástica disminución del coeficiente de difusión de las proteínas estudiadas, disminución que revierte parcialmente merced a las drogas antimicrotubulares.

Después de todos estos experimentos es razonable proponer, como ha hecho Edelman, que la red microtubular periférica, y de rechazo la citoplasmática, desempeñan un papel decisivo en el ordenamiento y movimiento de las proteínas en el plano de la membrana celular. Para poder explicar esta acción, es necesario admitir que todas o, más probablemente, parte de las proteínas de la membrana celular interaccionan directa o indirectamente con la red microtubular periférica. Por ejemplo, una proteína como las estudiadas con anticuerpos fluorescentes, que se asoma al exterior de la célula y cuyo movimiento sea controlado por la red microtubular, obligatoriamente ha de atravesar la totalidad de la membrana celular para conectar con la red microtubular periférica, o, si no lo hace, interaccionar con otra proteína puente que medie su interacción con los microtúbulos. Las proteínas puentes podrían ser, como cree Edelman, los microfilamentos que se sitúan entre la red microtubular periférica y la membrana (lo que dado su carácter contráctil podrían actuar movilizando las proteínas) y/o proteínas de la membrana celular que sin asomarse al exterior se acercan a su interior.

Las proteínas de membrana con capacidad de movimiento pueden, tal vez, ser activadas en su movilidad por señales extracelulares (por ejemplo, hormonas, otras células...) o intracelulares, y desactivadas por señales de signo contrario o por su interacción con proteínas inmóviles, tales como la proteína mayoritaria de la membrana del fibroblasto que es inmóvil. Algunas de estas señales podrían ser específicas para determinadas proteínas, y otras de carácter más general afectarían a grupos más o menos amplios de ellas. Al grupo de las señales específicas podrían pertenecer las hormonas polipeptídicas (insulina, glucagón...) cuya interacción con sus receptores probablemente causa el movimiento orientado de éstos en busca de otras proteínas (verbigracia, adenilato ciclasa) que informarán a la célula de la llegada del mensaje hormonal. Al grupo de las señales generales pertenecen probablemente aquellas que, siendo extra o intracelulares, ocasionan respuestas celulares, como la diferenciación y la división celulares. Se sabe que cuando se programa una célula por una determinada señal para entrar en división, las redes microtubulares desaparecen, la célula se redondea, despegándose poco a poco de la superficie a la que se encontraba adherida y finalmente se divide.

Una vez finalizada la división, las células siguen los pasos contrarios dados por la madre. Las redes microtubulares reaparecen y la célula, poniendo primero un pie (una proteína) y después otro (otra proteína), se estira y adhiere sobre la superficie de cultivo. Parece probable que la distancia entre estos pies quede establecida y mantenida por la red microtubular periférica, que, a su vez, se estabilizaría en ellos. Por ejemplo, Yamada y Pastan han observado que fibroblastos malignizados carecen en su membrana de una proteína de gran tamaño (LETS) que se extiende sobre la superficie externa de la membrana celular. Es más, la adición de esta proteína a una suspensión de células malignizadas ocasiona su adherencia a la superficie de cultivo, su extensión sobre ella y el cese de su proliferación. Es posible que la proteína LETS sea uno de esos pies, o un ciempiés, de los que hablamos; va a resultar muy interesante estudiar su posible relación, que forzosamente ha de ser indirecta, con la red microtubular periférica.

Hemos hablado de los requerimientos para el ensamblamiento de la tubulina y la formación del microtúbulo, y de la existencia de centros de nucleación encargados de superestructurar los microtúbulos. Hemos comprobado que los microtúbulos, organizándose en superestructuras, participan, con precisión de número en el espacio y en el tiempo, en funciones celulares que se expresan de forma permanente u ocasional, ocurriendo simultáneamente o no. ¿Cómo regula la célula la función microtubular? La respuesta puede ser: regulando la formación del microtúbulo a partir de la tubulina y/o su superestructuración posterior. El ensamblamiento de la tubulina en el microtúbulo ofrece numerosos puntos teóricos de regulación; así, la modificación enzimática de la tubulina y/o las proteínas estructurales (proteínas básicas) y enzimáticas (GTPasa) que la acompañan pueda resultar no sólo en la modificación del equilibrio de polimerización entre la tubulina y el microtúbulo, sino en la selección de la tubulina para que el microtúbulo resultante se organice sobre la base de la información contenida en centros de nucleación-función específicos. De hecho, dos posibles modificaciones enzimáticas de la tubulina (fosforilización y tirosilación) han sido confirmadas, *in vivo*, por Eipper y Caputo, respectivamente. Con la tubulina copurifica de forma constante una proteína kinasa específica que, activada por el adenosín monofosfato cíclico (AMPc), fosforila preferentemente una de las proteínas básicas asociadas a la tubulina. El que la fosforilación y la tirosilación no afecten a la polimerización de la tubulina *in vitro* puede indicar que ambas modificaciones seleccionan el microtúbulo para funciones celulares específicas, que determinan la dirección de la formación del microtúbulo, demostrada *in vitro* por Rosenbaum, o que limitan su longitud. No podemos olvidar, tampoco, que aún habiendo sido confirmada la gran conservación de la tubulina a través de la evolución, cabe la posibilidad de que existan en la célula isotubulinas que, difiriendo mínimamente en los aminoácidos que las forman, puedan explicar, en ciertos casos, la diversidad funcional del microtúbulo. Todo parece indicar, aunque se carece de pruebas directas, que la regulación de la superestructuración del microtúbulo ocurre a nivel de los centros de nucleación de las superestructuras. En algunos casos se necesitará su reconstrucción y destrucción, como sucede, probablemente, con los kinetócoros de los cromosomas en el huso mitótico y, en otros, la activación-desactivación, posiblemente enzimática, como quizá sucede con los centriolos y el centro de nucleación de la red microtubular citoplasmática. A este tipo de activación-desactivación, mediatizada posiblemente por pequeñas moléculas mensajeras (AMPc, GMPc), podría corresponder la observación de Oliver en pacientes con el síndrome de Chediak-Higashi.

La ConA, que solamente ocasiona el movimiento de las proteínas de membrana en linfocitos transformados o tratados con colchicina, lo hace de una manera espontánea en los linfocitos de estos enfermos, cuyo cuadro clínico de despigmentación y quimiotaxis celular impedida habla a las claras de disfunción microtubular. Y lo que es más importante, esta movilización espontánea de las proteínas de membrana que ha sido correlacionada con niveles celulares altos del mensajero AMPc se ve impedida por el GMPc. ¿Controlan ambos mensajeros la polimerización de la tubulina, la superestructuración del microtúbulo, o las dos cosas? ¿Lo hacen a través de un sistema de fosforilización (AMPc), defosforilización (GMPc)? Poco se ha avanzado en el entendimiento de la regulación de la función microtubular; éstas y otras muchas preguntas habrán de contestarse en el futuro.

Mientras tanto, la célula teje y desteje con perfección admirable, ante nuestros ojos, esas fascinantes estructuras que son el microtúbulo y sus organizaciones superiores.



ADN DEL VIRUS BACTERIOFAGO $\Phi X174$, que es una molécula circular de aproximadamente 1,8 micras de longitud. En esta microelectrografía realizada por G. Nigel Godson, de la Escuela de Medicina de la Universidad de Yale, se observan las moléculas bicatenarias del ADN aumentadas unas 180.000 veces. En el interior de la partícula vírica, el ADN se halla presente en forma de una cadena sencilla. Luego, se fabrican copias de la cadena sencilla dentro de la célula infectada por el virus, obteniéndose así cadenas bicatenarias.

La secuencia nucleotídica de un ADN vírico

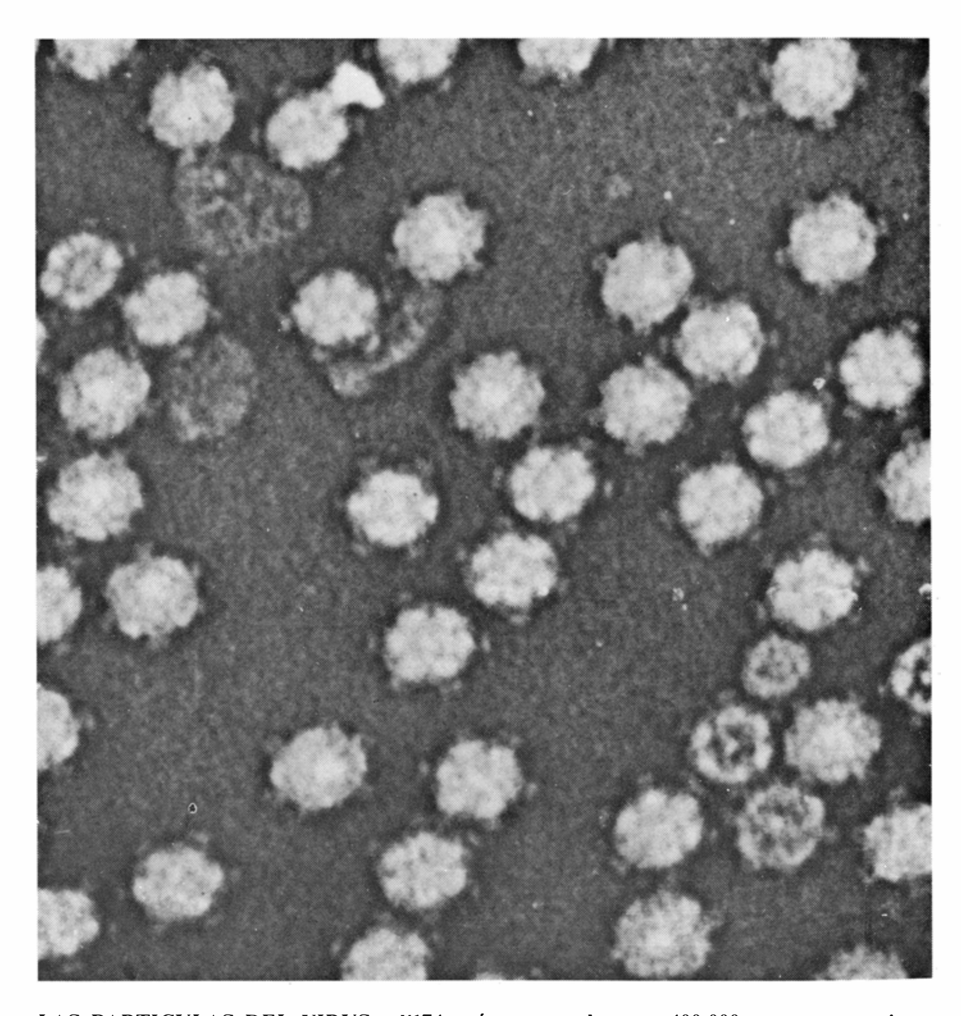
La información genética está codificada por la secuencia en la que se ordenan los nucleótidos para formar una cadena de ADN. Recientemente, se ha podido establecer la secuencia completa de los 5375 nucleótidos del ADN del bacteriófago ΦX174

John C. Fiddes

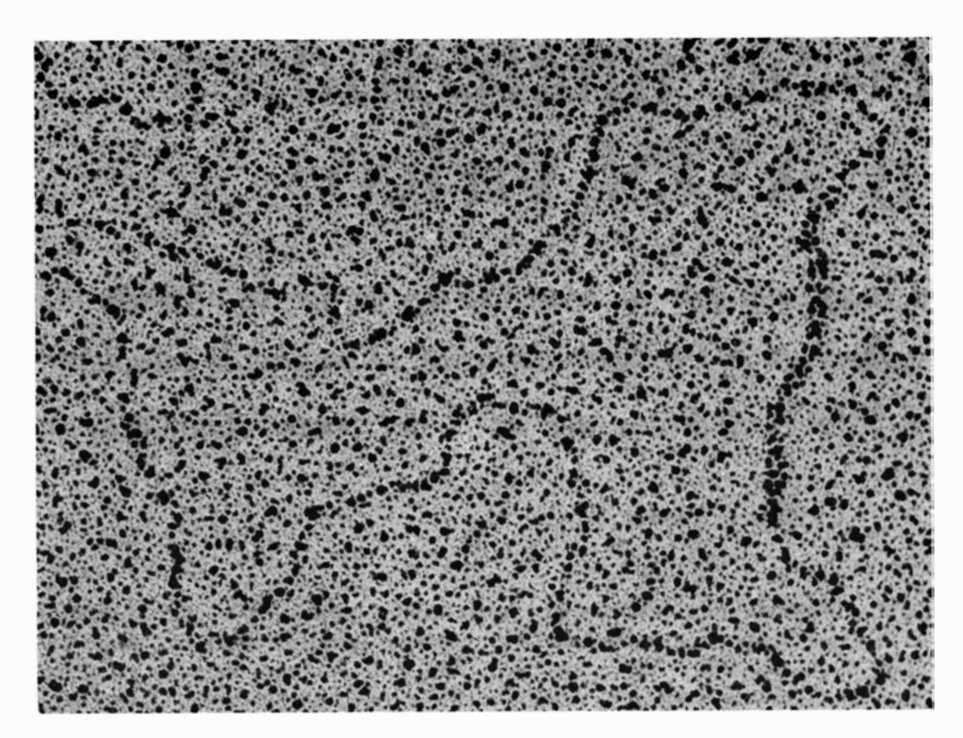
La biología molecular ha recorrido un largo camino desde que, en 1940, se identificó al ADN como material genético. En las décadas de los años cincuenta y sesenta, se logró determinar la estructura de la molécula de ADN como también su modo de replicación, poniéndose así de manifiesto la base química de la herencia. En los últimos 20 años, se han ido conociendo cada vez más detalles acerca de los mecanismos y procesos por los que la información hereditaria, codificada por la secuencia de los nucleótidos del ADN, se traduce a proteínas y, por tanto, se transforma en la sustancia fundamental de toda la materia viva. Durante todo este tiempo, los biólogos moleculares se movían con un grave inconveniente: no conocían la secuencia nucleotídica completa de ningún organismo, es decir, lo que constituye el genoma o mensaje genético total.

Hoy en día ya se conoce la totalidad de uno de estos mensajes: se trata de la secuencia nucleotídica completa del ADN de un pequeño virus bacteriano, el *Φ*X174. Es un mensaje corto (sólo cuenta con 5375 nucleótidos) si se compara con el número de ellos que se halla en un cromosoma bacteriano (millones) o con el de un cromosoma de una célula de mamífero (millares de millones). El hecho de que el mensaje sea completo permite, a pesar de su corta longitud, establecer una relación entre la información genética de un organismo y sus proteínas y funciones de un modo mucho más directo que en el pasado. En este artículo, describiremos el método por el que se estableció la secuencia del *Φ*X174 y comentaremos algunas visiones nuevas de la sorprendente capacidad codificadora del ADN, surgidas tras el análisis del genoma vírico.

Una molécula de ADN es una larga cadena constituida por cuatro tipos de nucleótidos: ácido desoxiadenílico (*A*), ácido desoxiguanidílico (*G*), ácido desoxitimidílico (*T*) y ácido desoxicitidílico (*C*). Cada nucleótido de una molécula de ADN está constituido por tres componentes. Dos de ellos se van alternando para formar un esqueleto continuo: son el anillo glucídico de cinco átomos de carbono (desoxirribosa) y el grupo fosfato. El tercer componente es una de las cuatro bases nitrogenadas: adenina, guanina, timina o citosina. Las bases constituyen brazos laterales que salen del esqueleto y, en la forma de doble hélice del ADN que se encuentra en la mayoría



LAS PARTICULAS DEL VIRUS *Φ*X174 están aumentadas unas 400.000 veces en esta microelectrografía realizada por John Finch, del laboratorio de biología molecular de Cambridge. La cápside, o cubierta proteica, del virus es un icosaedro, es decir, un polígono con 20 caras. Cada uno de sus 12 vértices lleva una punta ganchuda que le sirve al virus para adherirse a una bacteria.



FRAGMENTO DE CADENA SENCILLA hidrolizado a partir del ADN vírico mediante un enzima de restricción, que posteriormente se ha acoplado a una molécula de ADN vírico de cadena sencilla. Dicho fragmento se ve perfectamente como una porción más densa del bucle *(a la derecha)* **en esta micrografía realizada por Godson y W. Keegstra, de la Universidad de Utrecht. Cuando se quiere establecer una secuencia nucleotídica, se acopla un fragmento "cebador" al ADN vírico.**



LA PROTEINA VIRICA codificada por el gen *A* **del ADN vírico desempeña una función en la replicación de la forma bicatenaria del ADN en el interior de la célula bacteriana. En primer lugar, la proteína se une a un sitio concreto de la cadena vírica. Shlomo Eisenberg, Jack D. Griffith y Arthur Kornberg, de la Stanford University School of Medicine, lograron localizar el sitio mencionado y, por tanto, el origen de la replicación del ADN. En esta microelectrografía realizada por Griffith, se observa la proteína del gen** *A (punto negro)* **situada a aproximadamente una quinta parte de la distancia hasta la extremidad de la cadena. Aunque en condiciones normales la cadena forma un bucle cerrado, aquí está abierto a causa de su tratamiento con un enzima que lo rompe.**

de los organismos, las dos cadenas de la hélice están unidas por puentes de hidrógeno que enlazan las bases de ambas cadenas. (En algunos virus, entre los que se encuentra el *ΦX*174, el ADN es una cadena sencilla hasta el momento en que es inyectado en el interior de una célula huésped.) Las cadenas son complementarias debido a que el tamaño y las propiedades de unión de las bases son tales que *A* siempre se halla frente a *T* y *G* frente a *C*. La complementariedad conseguida por apareamiento de bases constituye el fundamento de la formación de fieles réplicas del ADN y, por tanto, de la transmisión de información hereditaria de una generación a la siguiente. Lo que forma el cuerpo del mensaje genético es la secuencia concreta de ordenación de los cuatro tipos de nucleótidos a lo largo de una cadena de ADN. Algunos de los segmentos de la secuencia especifican, por mediación del código genético, la secuencia en la que deben ensamblarse los aminoácidos para formar las proteínas del organismo. Otros segmentos no codifican proteínas, pero incluyen señales que regulan la actividad transmisora de unos genes determinados (los genes son regiones codificadoras) y la frecuencia con que deben expresarse dichos genes.

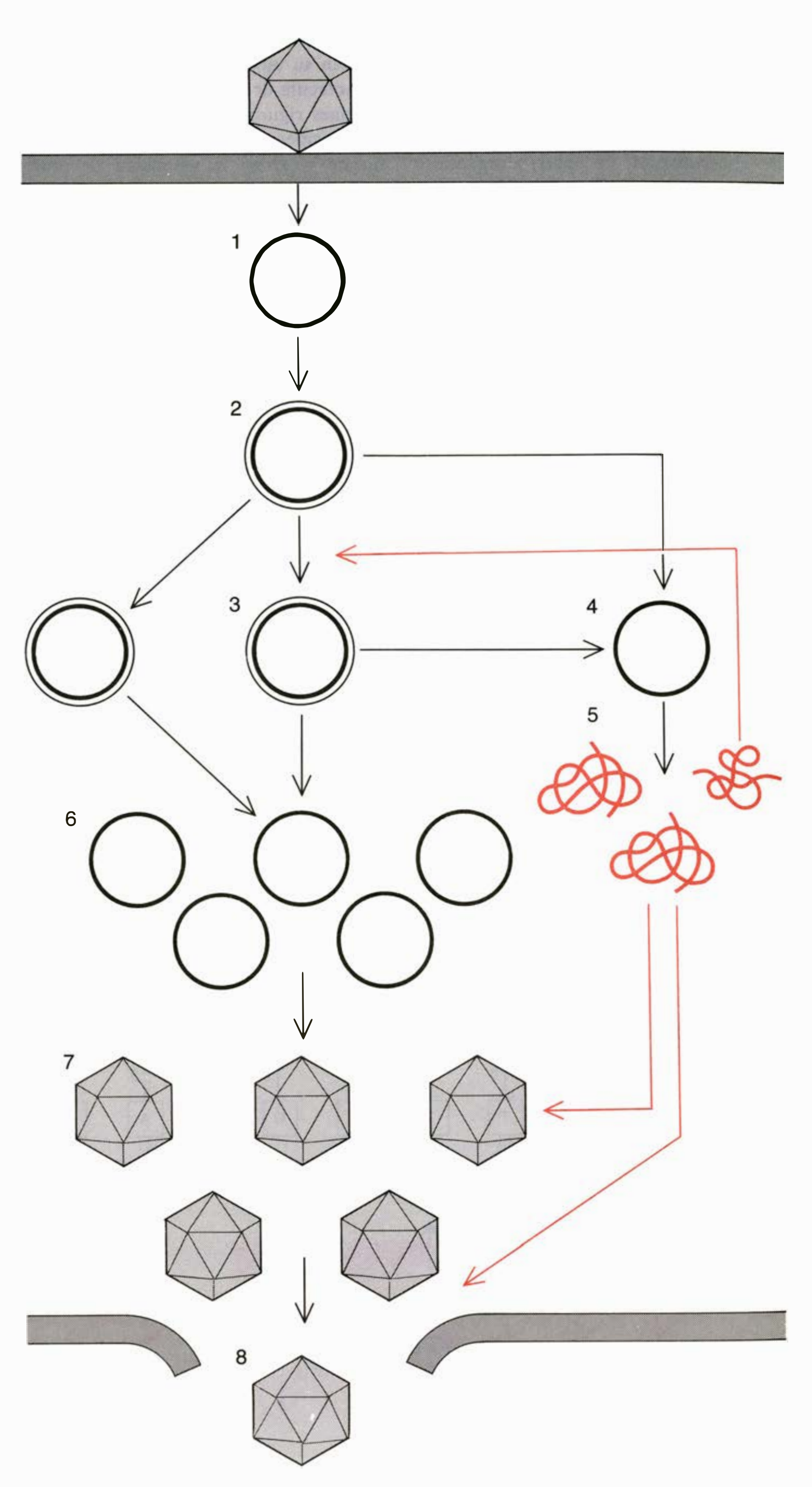
Hasta hace poco, la tarea de determinar la secuencia de nucleótidos de una molécula de ADN resultaba muy engorrosa debido a que las técnicas descritas para el análisis secuencial del ADN se habían quedado muy atrás con respecto a las que se venían aplicando, desde mediados de la década de los años sesenta, al análisis del ARN, ácido nucleico muy similar al ADN y que desempeña varias funciones en la traducción del mensaje del ADN a proteínas. Las técnicas que sirven para secuenciar el ARN se basan en la capacidad, por parte de varios enzimas, de hidrolizar el ARN en unos lugares específicos, dejando libres segmentos cortos de ARN cuya secuencia resulta fácil de establecer. La aplicación de un método similar al ADN presentaba grandes dificultades. Las moléculas de ADN más pequeñas, pertenecientes a determinados virus, poseen seguramente unas secuencias que son 70 veces más largas que las moléculas de ARN de transferencia; estas últimas constan de 75 nucleótidos, y sirvieron en los primeros experimentos de determinación de secuencias de ARN. Por otra parte, no se conoce ningún enzima, capaz de hidrolizar al ADN, que tenga el mismo grado de especificidad para una sola base que las ribonucleasas utilizadas para la hidrólisis del ARN.

No obstante, en los últimos años, se

han desarrollado dos métodos nuevos para secuenciar el ADN. Ambos difieren totalmente de los métodos clásicos de secuenciación de ARN y son mucho más rápidos. En 1975, Frederick Sanger y Alan R. Coulson, del laboratorio de biología molecular de Cambridge, perteneciente al British Medical Research Council, publicaron un trabajo sobre un método ideado por ellos, llamado método de "presencia-y-ausencia" ("plus-and-minus"), y a principios del año pasado, Allan Maxam y Walter Gilbert, de la Universidad de Harvard, publicaron su método "químico". Desde entonces, ambas nuevas técnicas se han explotado intensamente. Lo que aquí describiremos será el método de "presencia-y-ausencia", que contribuyó esencialmente al establecimiento, por el grupo de Sanger, de la secuencia del *ΦX*174. (Formaban parte de este grupo Sanger, Gillian M. Air, Barclay G. Barrell, Nigel L. Brown, Coulson, el autor de este artículo, Clyde A. Hutchinson III, Patrick M. Slocombe y Michael Smith.)

En grandes líneas, el método de presencia-y-ausencia requiere la síntesis de segmentos de ADN que sean complementarios de las distintas regiones del ADN que se desea secuenciar. La síntesis se manipula de forma que cada segmento finalice, bien con un nucleótido determinado que pueda ser identificado (*A*, *G*, *T* o *C*), o bien con otro inmediatamente anterior a ese nucleótido determinado. Si la síntesis se lleva a cabo con el fin de producir un gran número de segmentos, cada uno de ellos terminado por un nucleótido tal que, en conjunto, los nucleótidos terminales formen una sucesión equivalente a la secuencia, se puede establecer la secuencia de la molécula de ADN entera.

La síntesis se lleva a cabo por mediación de una ADN polimerasa, enzima que va añadiendo nucleótidos sucesivamente a una cadena de ADN, realizándose la unión entre el átomo de carbono 3' del anillo glucídico del nucleótido terminal de la cadena ya formada y el átomo de carbono 5' del anillo glucídico del siguiente nucleótido de la cadena *(véase la ilustración de la página siguiente)*. Las ADN polimerasas no pueden empezar a copiar un molde de ADN en cualquier punto de la secuencia. Necesitan un "cebador" que los dirija hacia una posición concreta; el cebador es una molécula de ADN que tiene una secuencia complementaria de la secuencia de una región determinada del molde y que, por tanto, se asocia, mediante puentes de hidrógeno entre bases, al molde de

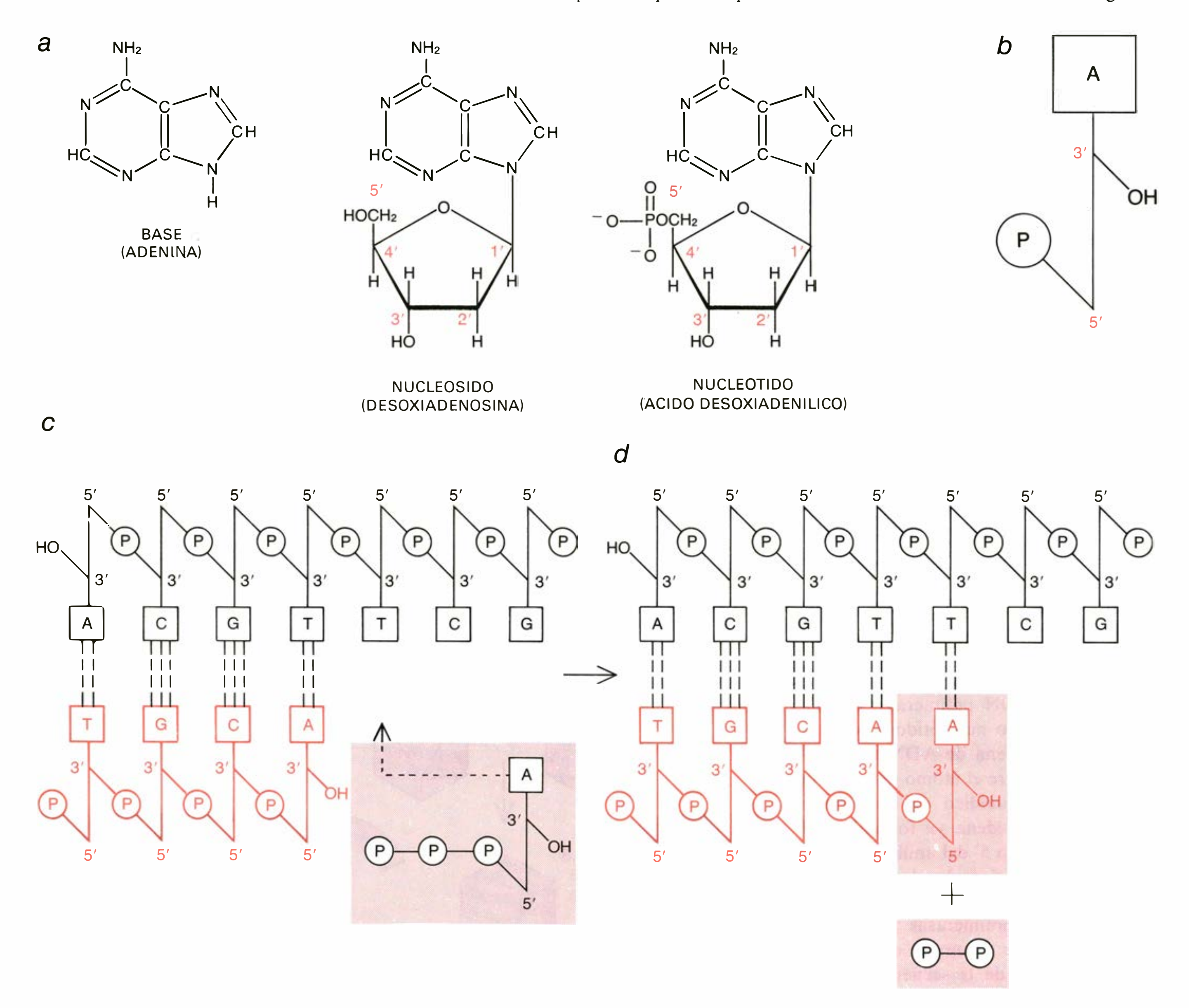


EL ADN VIRICO inyectado en una célula por un virus infeccioso (*1*) sirve como molde para la síntesis de una cadena complementaria (*2*). El ADN bicatenario se replica formando aproximadamente 20 copias (*3*). La cadena complementaria del ADN bicatenario sirve como molde para la síntesis de ARN mensajero (*4*) que se traduce para producir proteínas víricas (*5*); las proteínas tienen funciones enzimáticas y estructurales relacionadas con la replicación del ADN, la formación de nuevas partículas víricas y la lisis (disolución) de la pared celular *(flechas de color)*. Finalmente, se producen unas 200 copias de la cadena de ADN vírico sencilla (*6*), empaquetadas cada una en una cápside o cubierta proteica (*7*); todas ellas quedan liberadas (*8*) tras la lisis de la pared celular.

ADN. El grupo hidroxilo libre (OH) del extremo 3' del cebador actúa como sustrato de la ADN polimerasa. Esta cataliza la adición del nucleótido correspondiente, es decir, el exigido por las reglas de apareamiento de bases, alargándose así la cadena en la dirección 5'→3'.

La primera fase del método de presencia-y-ausencia consiste en incubar millones de moléculas del molde de ADN junto con ADN polimerasa y los cuatro bloques de construcción del ADN: los trifosfatos de desoxinucleósidos, de alta energía. (Cuando se forma el enlace, se pierden dos de los grupos fosfato.) Se marca por lo menos uno de los nucleósido-trifosfatos mediante la incorporación de un átomo de fósforo radiactivo en su molécula. El alargamiento de la molécula de cebador se realiza en condiciones rigurosamente controladas, con una temperatura baja calculada con el fin de retardar la velocidad de crecimiento de la cadena por acción sobre el enzima. Puesto que en dichas condiciones no todas las cadenas crecen a la misma velocidad, y debido a que el muestreo de la mezcla es frecuente, se obtiene un conjunto de productos del proceso de alargamiento, en el que están representadas todas las longitudes posibles de la cadena.

La representación de todos los productos posibles se puede demostrar por electroforesis, un proceso que sirve para separar y ordenar moléculas según su tamaño. Los segmentos de ADN bicatenario, que incluyen los productos de la reacción de alargamiento con cebador, se colocan sobre una tira de gel poliacrilamida que contiene una elevada concentración de urea; la urea es una sustancia que separa a los segmentos recientemente sintetizados de su molde de ADN. Sometidas a una corriente eléctrica, las moléculas resultantes de alargamiento migran a través del gel. La distancia que recorren varía con el tamaño de las moléculas, de modo que todas las moléculas de un tamaño dado se sitúan agrupadas en un punto. Los grupos pueden visualizarse por autorradiografía: al estar marcados con fósforo radiactivo algunos

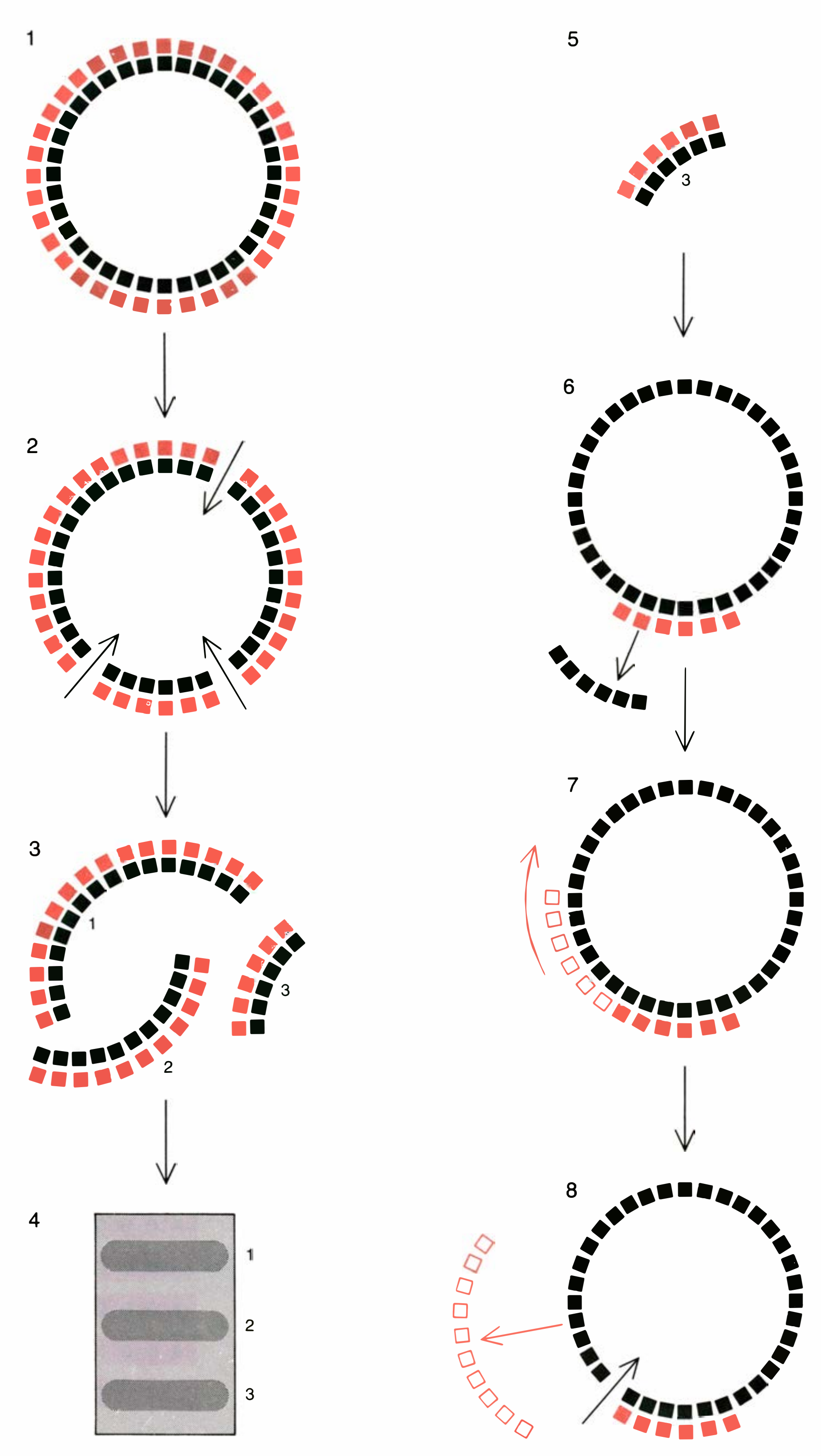


UN NUCLEOTIDO consta de una base (adenina, en este caso) más un azúcar y un grupo fosfato. La base y el azúcar constituyen un nucleósido; la adición de un fosfato forma el nucleótido. Se puede representar a un nucleótido de la forma indicada (*b*): la línea vertical es el azúcar, que lleva a la base (*A*) como cadena lateral y está unido, a través del fosfato (*P*), por su carbono 5', al carbono 3' del azúcar del nucleótido adyacente. En una molécula de ADN bicatenaria (*c*), ambas cadenas están unidas por unos puentes de hidrógeno *(líneas interrumpidas)* entre bases complementarias; *A* siempre se aparea con *T* y *G* siempre se aparea con *C*. La ADN polimerasa sintetiza una cadena complementaria *(en color)* a lo largo de una cadena que sirve de molde *(en negro)*; el enzima ADN polimerasa tiene por misión específica realizar la unión entre un fosfato del desoxinucleósido trifosfato adecuado *(cuadro de color)* y el grupo hidroxilo (*OH*) del extremo 3' de la cadena (*d*).

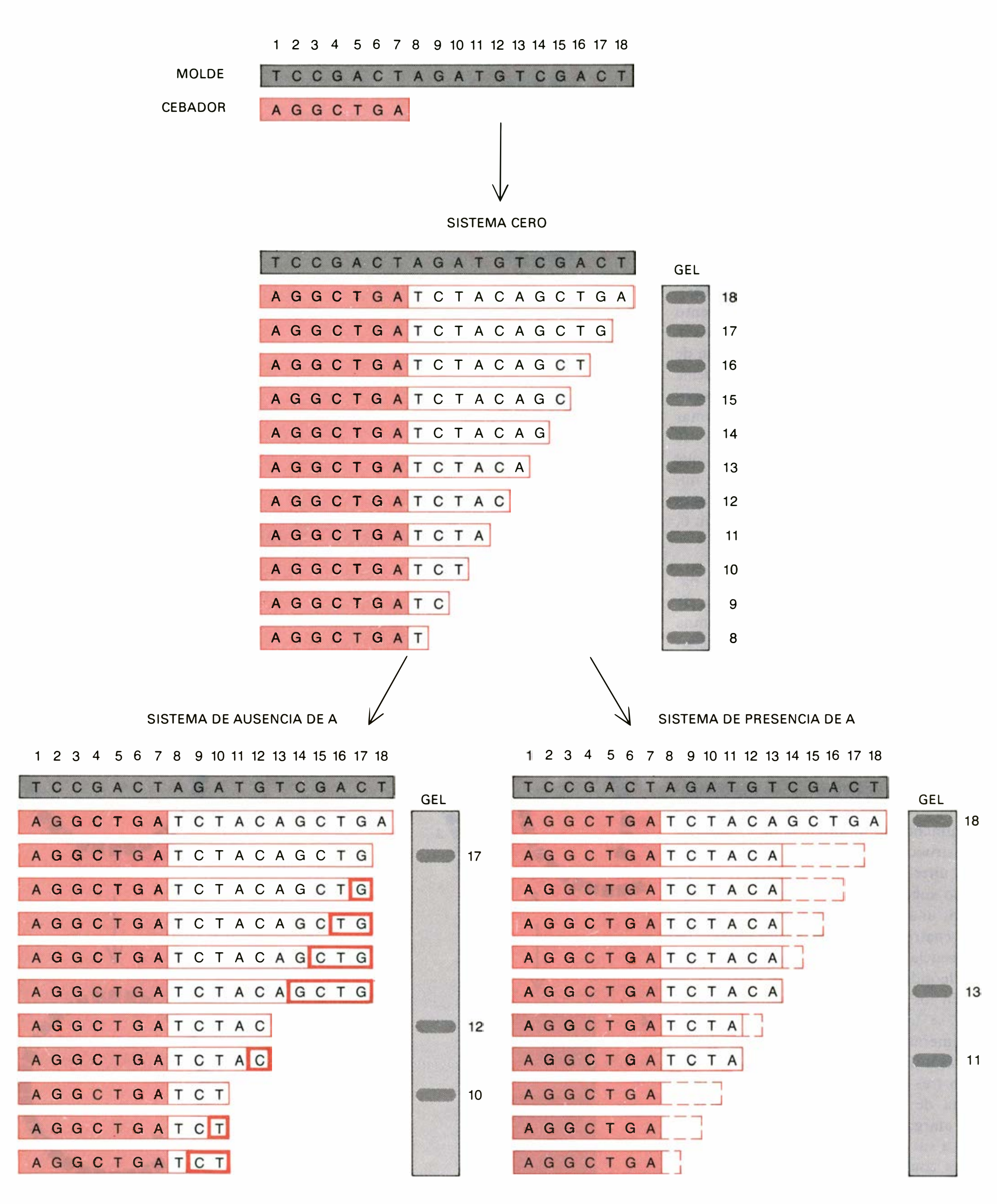
de los nucleótidos añadidos para formar los productos de alargamiento, cuando se coloca un segmento de película sensible a los rayos X en contacto con el gel, aparece un conjunto de franjas sobre la película que corresponde a las diversas posiciones que ocupan los grupos de moléculas de ADN en el gel. En la sucesión de franjas, cada una representa una molécula con un nucleótido más que la molécula representada por la franja anterior. La finalidad de esta autorradiografía de los productos de alargamiento es establecer un patrón, una ordenación de franjas que represente la sucesión de todas las posibles longitudes de la cadena. El objetivo esencial de los procedimientos de presencia-y-ausencia es formar distintas poblaciones de productos de alargamiento: sintetizar moléculas que terminen, no en cualquier posición nucleotídica posible, sino de una manera específica con un *A*, un *G*, un *T* o un *C*, inmediatamente antes.

En primer lugar, es necesario hacer pasar la muestra de los productos de alargamiento inicial por una columna de filtración por gel, con el fin de separar las cadenas de alargamiento, relativamente largas y unidas a sus moldes, de los distintos nucleósido-trifosfatos (pequeños bloques de construcción que no se incorporaron en la elaboración del ADN nuevo). Este paso es importante porque los resultados de los experimentos de presencia o de ausencia dependen totalmente de la ausencia de bloques de construcción específicos en las reacciones ulteriores. Posteriormente, se toman ocho submuestras de la mezcla de reacción, una submuestra para cada uno de los cuatro nucleótidos en un sistema de presencia y otra submuestra para cada nucleótido en un sistema de ausencia.

En los casos de tratamiento de ausencia, se incuba la submuestra con ADN polimerasa y en ausencia de uno de los nucleótidos, es decir, en presencia de sólo tres de ellos. Por ejemplo, en el sistema de ausencia de *A*, las moléculas de alargamiento, que permanecen unidas a sus moldes, se incuban con el enzima y con *G*, *T* y *C* nucleósido-trifosfatos, pero no con *A* nucleósido-trifosfato. Se reanuda la síntesis, pero ahora los bloques de construcción se van añadiendo a cada cadena sólo hasta alcanzar la posición inmediatamente anterior a la que requiere la presencia de un *A* por las reglas de apareamiento de bases; la síntesis se detiene en este punto porque no dispone del elemento *A*. Cuando se someten estas cadenas, formadas en ausencia de *A*, al fraccionamiento electroforé-



EL METODO DE PRESENCIA-Y-AUSENCIA para determinar una secuencia nucleotídica se inicia tomando ADN bicatenario de células infectadas (*1*). La hidrólisis del ADN mediante un enzima de restricción (*2*) produce fragmentos (*3*) que se separan según su tamaño por electroforesis sobre gel (*4*). De los diversos fragmentos, se escoge el que se quiere utilizar como cebador en el procedimiento de secuenciación (*5*). En una incubación con un molde de ADN vírico de cadena sencilla, la cadena complementaria del cebador se acopla al molde por apareamiento de bases *(6)*. Después se sintetiza ADN nuevo: se van añadiendo *(7)* nucleótidos sucesivos *(bloque huecos de color)* a la cadena (en distintas condiciones), formándose moléculas de alargamiento que luego se separan del ADN vírico por un enzima de restricción *(8)*, antes de analizar su secuencia nucleotídica.

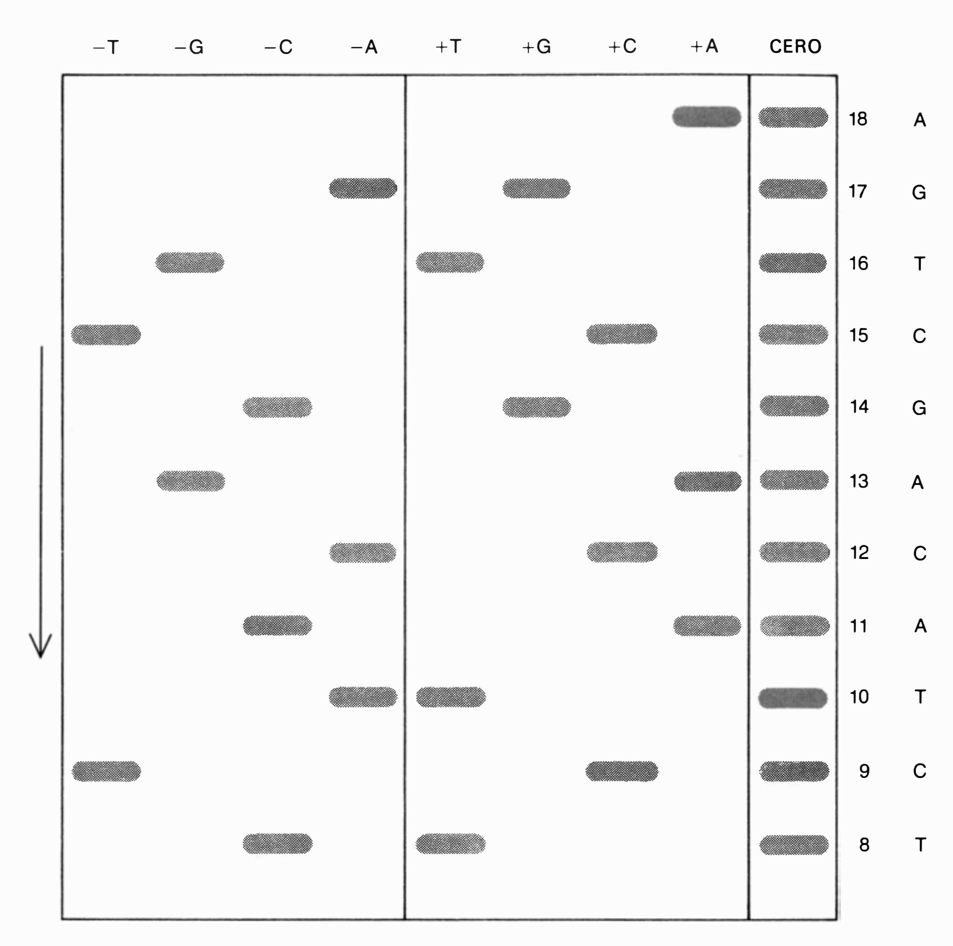


EL CEBADOR SE ALARGA en tres tipos de condiciones diferentes, tras haberse acoplado al molde (cuyos nucleótidos se numeran aquí, de forma arbitraria, del 1 al 18). En el sistema "cero", se incuban el cebador y el molde con ADN polimerasa y los cuatro nucleótidos que sirven como bloques de construcción. La incubación se realiza en condiciones tales que se van añadiendo nucleótidos sucesivos, siguiendo las reglas de apareamiento de bases, para formar productos de alargamiento del cebador *(marcos de color)* de todas las longitudes de cadena posibles. Una submuestra de estas moléculas de alargamiento se somete a una electroforesis sobre gel de poliacrilamida *(tira gris de la derecha)* con el fin de fraccionar las moléculas según su tamaño. Otras submuestras se someten al tratamiento de "ausencia" o de "presencia". Por ejemplo, en el sistema de ausencia de *A*, no se pone el bloque *A* en la mezcla; los productos de alargamiento se alargan más todavía *(marcos más gruesos)*, pero sólo hasta alcanzar el nucleótido de posición inmediatamente anterior a la de un *A*. La electroforesis sólo revela tres franjas en este caso y cada franja representa la posición en la secuencia en la que hay un nucleótido anterior a *A*. Se sigue el mismo procedimiento con cada uno de los otros tres nucleótidos, dejando a cada uno ausente de la mezcla de síntesis con el fin de establecer las posiciones inmediatamente anteriores a cada aparición de un *G*, un *T* o un *C*. En el sistema de presencia de *A*, el único nucleótido que se añade es *A*, pero la polimerasa es diferente: degrada al ADN excepto en presencia de un exceso de un nucleótido concreto. Por tanto, los productos de alargamiento se degradan *(marcos interrumpidos)* hasta alcanzar la posición de un *A*. En este caso la electroforesis muestra tres franjas en la posiciones correspondientes a *A*.

tico por tamaño descrito para los productos de alargamiento inicial, no se observa una franja radiactiva en cada una de las posiciones de la autorradiografía. Sólo aparece un número limitado de franjas, cada una de las cuales representa la posición en la secuencia que precede a un nucleótido *A*. En los otros tres sistemas de ausencia, se tratan de un modo similar las otras tres submuestras de productos de alargamiento, siempre en ausencia de *G*, *T* y *C* nucleósido-trifosfatos respectivamente. Cuando se fraccionan los productos de estas reacciones, sólo se hallan en la autorradiografía las franjas correspondientes a los nucleótidos que preceden a *G*, *T* y *C* respectivamente.

En los cuatro sistemas de presencia, destinados también a producir cadenas que finalizan en posiciones determinadas, las submuestras de los productos de alargamiento se incuban con un solo nucleósido-trifosfato, en vez de tres, y con una ADN polimerasa diferente, sintetizada por el virus bacteriófago *T*4. Este enzima tiene una propiedad especial: además de sintetizar cadenas de ADN en la dirección 5'→3' en ciertas circunstancias, en otras puede degradar el ADN, extrayendo de forma secuencial los nucleótidos del extremo 3' de la cadena. La *T*4 polimerasa degrada las moléculas de alargamiento inicial hasta dejar tan sólo el cebador. No obstante, en el sistema de presencia de *A*, por ejemplo, el *A* nucleósido-trifosfato se encuentra allí y, por tanto, la degradación de cada molécula se detiene en el primer *A* con el que se halla la polimerasa; en esos puntos, la total disponibilidad de *A* permite que la actividad polimerizadora del enzima domine su actividad degradadora, de suerte que cualquier nucleótido *A* que se haya eliminado quede inmediatamente sustituido por otro nuevo nucleótido *A*. En consecuencia, la reacción en presencia de *A* produce poblaciones de moléculas todas ellas terminadas con un *A*. Del mismo modo, las reacciones en presencia de *G*, *T* y *C* producen moléculas que terminan con *G*, *T* y *C*, respectivamente. En los sistemas de presencia también se reagrupan las moléculas de cada longitud por electroforesis y las franjas de la autorradiografía indican la longitud de cada molécula y, por tanto, la posición de cada *A*, *G*, *T* y *C*.

Los productos de alargamiento de los cuatro sistemas de ausencia y de los cuatro sistemas de presencia se fraccionan junto con los productos de alargamiento del sistema "cero" inicial, en tiras adyacentes pertenecientes a un solo gel *(véase la ilustración de esta página)*.



LOS PRODUCTOS DE ALARGAMIENTO de los cuatro sistemas de ausencia y los cuatro de presencia se someten simultáneamente a la electroforesis en tiras paralelas junto con los productos del sistema cero. Esta representación esquematiza la autorradiografía que resultaría de los procedimientos ilustrados en la página anterior. Cada grupo de moléculas migra a través del gel una distancia proporcional a su longitud, y se manifiesta como una franja gris sobre la autorradiografía. La secuencia nucleotídica *(a la derecha)* se determina a partir de la distribución de las franjas.

La secuencia nucleotídica de los alargamientos se puede leer directamente a partir del gel porque la mayoría de los nucleótidos están representados por una franja en una posición adecuada en un sistema de presencia y por otra en un sistema de ausencia. (En el caso de que hubiera una serie repetitiva de un mismo nucleótido, por ejemplo *AAAAA*, no hay franjas en todas las posiciones. En el sistema de presencia, sólo está representada una franja que corresponde al último nucleótido de la serie; en el sistema de ausencia, sólo se observa el producto que representa el primer nucleótido de la serie. La longitud exacta de la serie resulta, a pesar de ello, fácil de determinar a partir del número de franjas presentes en el área correspondiente de la columna del sistema cero.) En condiciones particularmente favorables, se puede leer la secuencia a partir de un solo gel, descifrando así 200 nucleótidos o más contados desde el extremo 3' del cebador. En la actualidad, se puede establecer ya en varios días una secuencia de varios centenares de nucleótidos, empresa que hubiera requerido años con los métodos clásicos de hidrólisis en fragmentos pequeños.

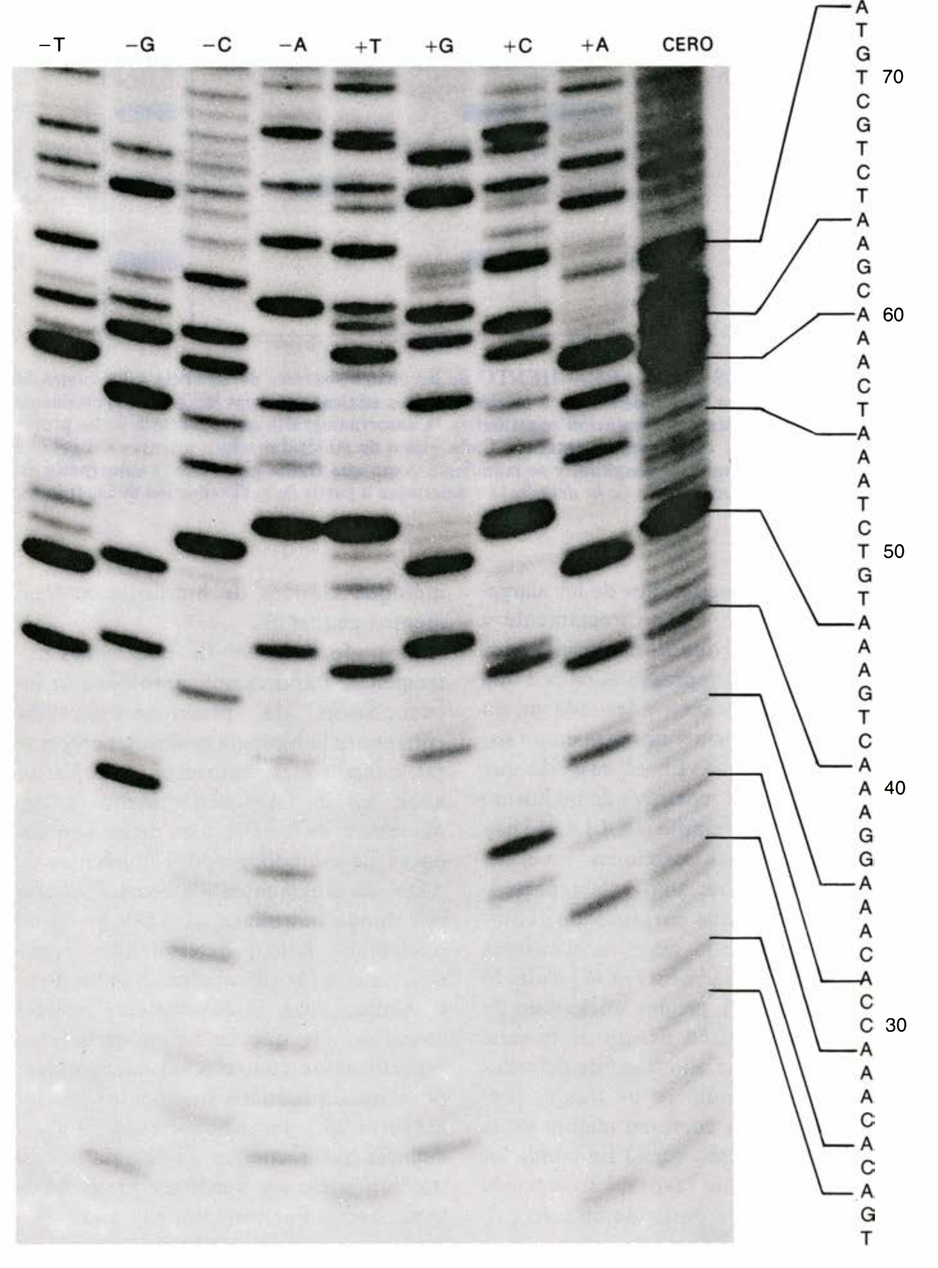
Se pudo disponer de una ayuda instrumental importante, tanto para la secuenciación de presencia-y-ausencia como para la biología molecular en general, cuando se descubrieron, hace varios años, los enzimas denominados endonucleasas de restricción; éstos son capaces de escindir grandes moléculas de ADN en fragmentos discretos. El lugar por donde hidrolizan al ADN no es un nucleótido único, determinado, como ocurría con las ribonucleasas antes mencionadas, sino exclusivamente ciertas zonas en las que se hallan secuencias específicas de cuatro a seis nucleótidos; por tanto, producen fragmentos mucho mayores que las ribonucleasas. La secuencia que reconoce un enzima de restricción suele ser simétrica en el ADN bicatenario. Por ejemplo, hay una endonucleasa que reconoce la secuencia bicatenaria que comprende *GGCC* en una cadena y *CCGG* en la otra opuesta y que hidroliza estos tetranucleótidos simétricos por su parte media. Los fragmentos producidos por una endonucleasa tienen

un grupo hidroxilo libre en el extremo 3', por lo que constituyen cebadores apropiados para el alargamiento de cadenas. Se conocen más de 20 endonucleasas de restricción que hidrolizan al ADN en distintas secuencias nucleotídicas. Por tanto, el tratamiento de distintas muestras de un mismo ADN con endonucleasas diferentes produce fragmentos de tamaños variados, que tienen nucleótidos conocidos en cada extremo. Se puede establecer la posición de cada uno de estos fragmentos con respecto a los demás en el ADN original mediante experimentos bioquímicos; así, la elección de un fragmento determinado para asociarlo al ADN molde como cebador determina la porción de la totalidad del ADN cuya secuencia podrá quedar esclarecida.

El virus *ΦX*174 infecta a la bacteria *Escherichia coli.* Es un virus pequeño, ampliamente estudiado en muchos laboratorios, de modo especial en los de Robert L. Sinsheimer, del Instituto de Tecnología de California, y el de Irwin Tessman y Ethel S. Tessman, de la Universidad de Purdue. Este virus infeccioso está formado por una cápside protectora, o cubierta proteica, en el interior de la cual está encerrada una molécula de ADN de cadena sencilla, que es portadora de los genes que codifican las nueve proteínas del virus. En las microelectrografías, las partículas víricas aparecen como un icosaedro simétrico (un polígono de 20 caras) de 250 angstroms de diámetro que presenta un pincho sobresaliente en cada uno de sus 12 vértices. La proteína vírica denominada *F* es el componente principal de la cápside; las proteínas *G* y *H* forman los pinchos.

Cuando una partícula vírica está en proceso de infección, se une a un lugar receptor específico, situado sobre la superficie de la bacteria. Se inyecta el ADN monocatenario en el interior de la célula. Se produce una copia (por mediación de los enzimas de la célula huésped) de este ADN para formar una hélice de doble cadena, que luego se replica (al parecer, con la ayuda de la proteína vírica *A* y de los enzimas de la célula huésped) hasta fabricar aproximadamente 20 copias; cada una de las cuales consta de una cadena vírica igual que la originariamente inyectada y de una cadena complementaria. Las cadenas complementarias sirven como moldes para la transcripción del ADN en ARN mensajero, el cual resulta tener la misma secuencia nucleotídica que la cadena vírica original; la traducción del ARN mensajero conduce a la elaboración de las proteínas víricas. Cuando se han acumulado proteínas en cantidad suficiente, hay una desviación de la replicación de ADN, de suerte que sólo se forman cadenas víricas (unas 200 aproximadamente). Estas cadenas de ADN vírico, sometidas a la acción de las proteínas víricas *B, C* y *D,* quedan empaquetadas en unas cápsides; luego, la proteína *E* se encarga de romper la pared celular liberando las partículas víricas que habían proliferado en el interior de la bacteria.

El virus *ΦX*174 era especialmente apropiado para llevar a cabo un análisis secuencial del ADN, porque ya se había establecido el orden relativo de los genes en su molécula circular de ADN mediante experimentos que permitieron la construcción de mapas genéticos. También se habían localizado algunos puntos de función reguladora, e incluso los lugares en que se iniciaba la transcripción a ARN mensajero. Se construyó un mapa físico del ADN vírico por hidrólisis de la cadena en fragmentos mediante endonucleasas de especificidades variadas; se pudo determinar el orden de dichos fragmentos y correlacionarlo con el mapa genético, de manera que se podía aislar cualquier gen o parte de un gen dentro de un pequeño segmento de ADN; podíamos seleccionar estos segmentos como cebadores que dirigieran la síntesis de

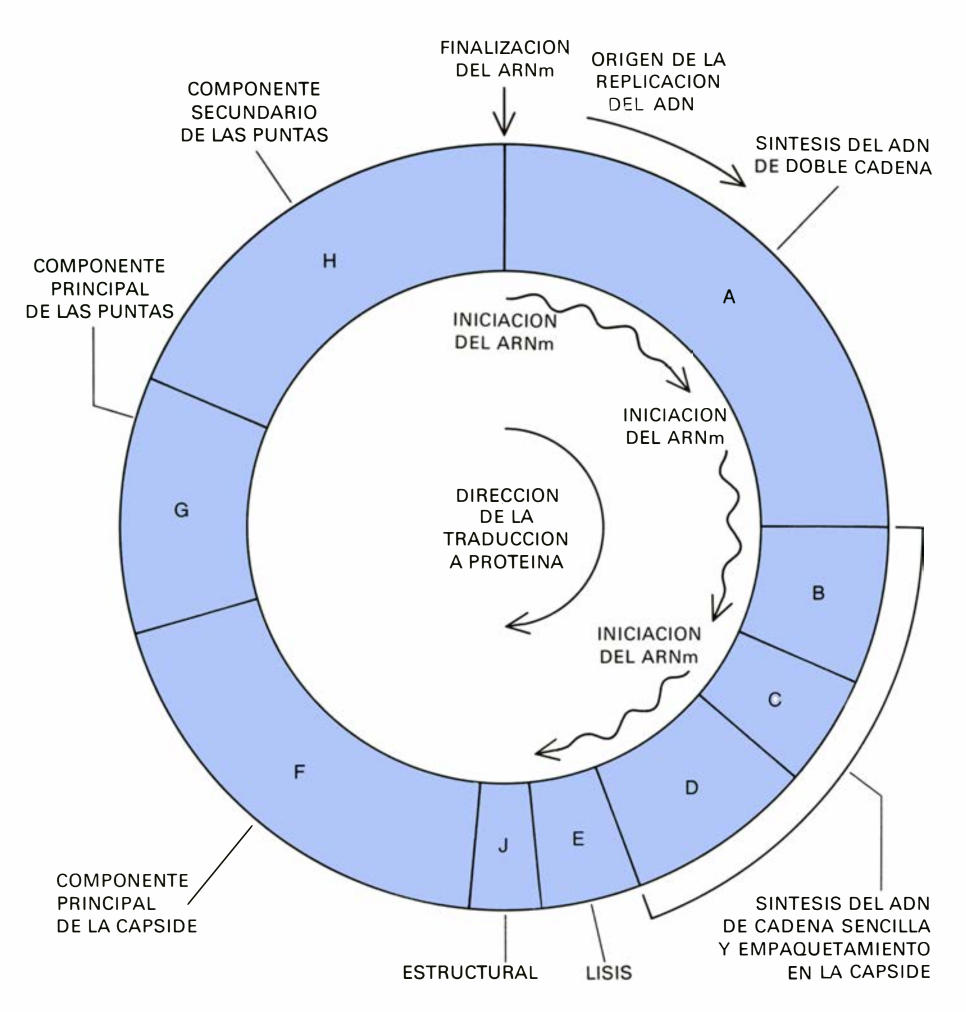


AUTORRADIOGRAFIA de un gel interpretada en términos de secuencia. Por simple lectura de la distribución de franjas, se puede determinar una secuencia entre 21 y 73 nucleótidos contados a partir de la extremidad del cebador. Las franjas que representan productos progresivamente mayores ***(en la parte superior del gel)*** **están más juntas, porque la distancia de migración resulta ser inversamente proporcional al logaritmo de la longitud de la cadena de nucleótidos.**

ADN hacia zonas específicas de la cadena vírica.

En nuestra investigación utilizamos cadenas víricas y cadenas complementarias (aisladas o ambas simultáneamente) como moldes de ADN, cebándolas con un gran número de fragmentos distintos, resultantes de la acción de enzimas de restricción; así fue como pudimos determinar la secuencia nucleotídica de muchos segmentos de la molécula de ADN del $\Phi X174$. También se sacó provecho de los trabajos de secuenciación anteriormente realizados con diversos métodos en algunas regiones del ADN y se utilizaron los datos conocidos sobre secuencia de aminoácidos de algunas proteínas víricas, pudiendo, por tanto, deducir algunas secuencias de nucleótidos a través del código genético. El ensamblaje final de todos los trozos y segmentos nos permitió establecer toda la secuencia de los 5375 nucleótidos *(véase la ilustración de las dos páginas siguientes).*

Una vez hallada la secuencia completa, nos dedicamos a estudiarla para obtener nuevas informaciones sobre la organización conjunta del genoma vírico. La principal sorpresa nos la llevamos al localizar los nucleótidos que constituyen las señales de iniciación y de final de cada uno de los genes víricos.



EL MAPA DEL GENOMA, o mensaje genético completo, del $\Phi X174$ ya se había establecido con técnicas convencionales anteriormente a la determinación de la secuencia. El mapa indicaba la longitud relativa y la posición de cada uno de los nueve genes del virus (*A-J*). Se conocía la función de cada gen de un modo general: sirven de enzimas para la replicación o el empaquetamiento del ADN o bien de componentes estructurales. Se conocía la situación de tres señales de inicio para la transcripción a ARNm y una señal de terminación de la misma, como también el origen de la replicación del ADN. La transcripción, la traducción y la replicación se realizan en sentido horario.

La idea general que se tiene del ADN es que está formado por regiones codificadoras y otras no codificadoras. Las regiones codificadoras, llamadas genes, son los segmentos de la secuencia nucleotídica que especifican el orden en que deben ensamblarse los aminoácidos para formar proteínas. Esta especificación se lleva a cabo por mediación del código genético, en el que los grupos sucesivos de tres nucleótidos constituyen los codones, o "palabras" del código, especificadores de unos aminoácidos dados. Por ejemplo, el codon del ADN *GGT* especifica el aminoácido glicina, el *TAC* especifica a la tirosina y el *CAT* especifica a la histidina. Dado que el número de combinaciones de tres nucleótidos es 4^3, hay 64 codones. En cambio, sólo hay 20 aminoácidos, de modo que el código es "degenerado": la mayoría de los aminoácidos pueden venir especificados por varios codones distintos. La información en forma de código que está grabada en el ADN se expresa a través del ARN mensajero; éste tiene una secuencia complementaria a la del ADN a partir del cual se ha copiado. (Suelen darse los codones en términos de ARN, pero al trabajar con el ΦX174, preferimos expresar los codones en términos de ADN, toda vez que el ARN mensajero tiene la misma secuencia que la cadena vírica.) El ARN mensajero se traduce a proteínas por un complicado mecanismo que implica la participación de los orgánulos celulares llamados ribosomas.

Cada una de las regiones codificadoras del ADN empieza con la secuencia *ATG*, codon que especifica el aminoácido metionina, que es el aminoácido inicial de todas las cadenas proteicas. Sin embargo, la metionina no se encuentra exclusivamente al principio de las proteínas, por lo que no todas las secuencias *ATG* constituyen señales de iniciación de una proteína: para que un *ATG* inicie una proteína debe precederle otra señal que mande al ribosoma la orden de empezar a traducir. Lo más probable es que estas señales de reconocimiento del ribosoma sean secuencias complementarias de una región perteneciente a uno de los pequeños componentes de ARN de los ribosomas y, por tanto, que estas señales sean reconocidas por dichos componentes. Dado que puede variar el grado de esta complementariedad, no todas las señales de reconocimiento del ribosoma son iguales, pero las semejanzas que existen entre ellas son suficientes como para orientar al investigador hacia el principio de una región codificadora, es decir, hacia el *ATG* que sigue a una señal de reconocimiento del ribosoma característica. El *ATG* también sirve para establecer el "orden de lectura" de la región codificadora. Por ejemplo, en una secuencia como *CGATGCACT*, los codones podrían ser *CGA, TGC, ACT* o ...*C, GAT, GCA, CT*... o ...*CG, ATG, CAC, T*... Si el *ATG* es una señal de iniciación, resulta que el orden de lectura correcto para la región codificadora es el último de los anteriormente mencionados. Toda región codificadora termina con un codon que puede ser cualquiera de entre los tres siguientes codones, que no especifican a ningún elemento de la proteína y, por tanto, sirven como co-

dones de terminación: *TAA*, *TGA* o *TAG*, leídos en el orden de lectura adecuado.

Se había pensado que las regiones codificadoras del ADN estaban claramente separadas unas de otras por regiones no codificadoras que funcionarían como señales de control. Esta suposición ganó bases firmes cuando Walter Fiers y sus colaboradores, de la Universidad de Ghent, establecieron, en unos trabajos recientes, la secuencia nucleotídica del pequeño bacteriófago de ARN llamado *MS*2, cuyo genoma está constituido por una molécula de ARN de cadena sencilla, de unos 3300 nucleótidos de longitud, que sólo codifica tres proteínas víricas. El análisis secuencial demostró que los tres genes están separados por dos regiones no codificadoras, cuya longitud es de 26 y de 36 nucleótidos respectivamente.

El virus Φ*X*174 es muy diferente. De hecho, algunas de sus regiones codificadoras están separadas por regiones que no se traducen. No obstante, hay tres casos en que se fusionan dos regiones codificadoras: el codon de terminación de un gen se superpone al codon de iniciación del gen siguiente, no quedando espacio alguno para una región que no se traduce. Esta unión superpuesta se puede formar de dos maneras. Puede ocurrir que un codon de terminación *TAA* se superponga a la señal de iniciación *ATG* del gen siguiente o que se presente un *ATG* inmediatamente antes (pero con superposición de dos nucleótidos) del codon de terminación *TGA* del gen anterior: en ambos casos, es evidente que una parte de la secuencia tiene dos funciones. El resultado de este tipo de genes superpuestos es que los genes *A*, *C*, *D* y *J* del Φ*X*174 forman una región codificadora continua.

Lo que es todavía más sorprendente

INICIACION DEL ARNm → INICIO DEL GEN A
CCGTCAGGATTGACACCCTCCCAATTGTATGTTTTCATGCCTCCAAATCTTGGAGGCTTTTTATGGTTCGTTCTTATTACCCTTCTGAA
TGTCACGCTGATTATTTTGACTTTGAGCGTATCGAGGCTCTTAAACCTGCTATTGAGGCTTGTGGCATTTCTACTCTTTCTCAATCCCCA
ATGCTTGGCTTCCATAAGCAGATGGATAACCGCATCAAGCTCTTGGAAGAGATTCTGTCTTTTCGTATGCAGGGCGTTGAGTTCGATAAT
GGTGATATGTATGTTGACGGCCATAAGGCTGCTTCTGACGTTCGTGATGAGTTTGTATCTGTTACTGAGAAGTTAATGGATGAATTGGCA
REGION DE ORIGEN DE LA REPLICACION DE ADN
CAATGCTACAATGTGCTCCCCCAACTTGATATTAATAACACTATAGACCACCGCCCCGAAGGGGACGAAAAATGGTTTTTAGAGAACGAG
AAGACGGTTACGCAGTTTTGCCGCAAGCTGGCTGCTGAACGCCCTCTTAAGGATATTCGCGATGAGTATAATTACCCCAAAAAGAAAGGT
ATTAAGGATGAGTGTTCAAGATTGCTGGAGGCCTCCACTAAGATATCGCGTAGAGGCTTTGCTATTCAGCGTTTGATGAATGCAATGCGA
CAGGCTCATGCTGATGGTTGGTTTATCGTTTTTGACACTCTCACGTTGGCTGACGACCGATTAGAGGCGTTTTATGATAATCCCAATGCT
TTGCGTGACTATTTTCGTGATATTGGTCGTATGGTTCTTGCTGCCGAGGGTCGCAAGGCTAATGATTCACACGCCGACTGCTATCAGTAT
TTTTGTGTGCCTGAGTATGGTACAGCTAATGGCCGTCTTCATTTCCATGCGGTGCACTTTATGCGGACACTTCCTACAGGTAGCGTTGAC
INICIACION DEL ARNm →
CCTAATTTTGGTCGTCGGATACGCAATCGCCGCCAGTTAAATAGCTTGCAAAATACGTGGCCTTATGGTTACAGTATGCCCATCGCAGTT
CGCTACACGCAGGACGCTTTTTCACGTTCTGGTTGGTTGTGGCCTGTTGATGCTAAAGGTGAGCCGCTTAAAGCTACCAGTTATATGGCT
INICIO B
GTTGGTTTCTATGTGGCTAAATACGTTAACAAAAAGTCAGATATGGACCTTGCTGCTAAAGGTCTAGGAGCTAAAGAATGGAACAACTCA
CTAAAAACCAAGCTGTCGCTACTTCCCAAGAAGCTGTTCAGAATCAGAATGAGCCGCAACTTCGGGATGAAAATGCTCACAATGACAAAT
CTGTCCACGGAGTGCTTAATCCAACTTACCAAGCTGGGTTACGACGCGACGCCGTTCAACCAGATATTGAAGCAGAACGCAAAAAGAGAG
ATGAGATTGAGGCTGGGAAAAGTTACTGTAGCCGACGTTTTGGCGGCGCAACCTGTGACGACAAATCTGCTCAAATTTATGCGCGCTTCG
FINAL B
ATAAAAATGATTGGCGTATCCAACCTGCAGAGTTTTATCGCTTCCATGACGCAGAAGTTAACACTTTCGGATATTTCTGATGAGTCGAAA
INICIO C FINAL A
AATTATCTTGATAAAGCAGGAATTACTACTGCTTGTTTACGAATTAAATCGAAGTGGACTGCTGGCGGAAAATGAGAAAATTCGACCTAT
CCTTGCGCAGCTCGAGAAGCTCTTACTTTGCGACCTTTCGCCATCAACTAACGATTCTGTCAAAAACTGACGCGTTGGATGAGGAGAAGT
GGCTTAATATGCTTGGCACGTTCGTCAAGGACTGGTTTAGATATGAGTCACATTTTGTTCATGGTAGAGATTCTCTTGTTGACATTTTAA
INICIACION DEL ARNm → INICIO D FINAL C
AAGAGCGTGGATTACTATCTGAGTCCGATGCTGTTCAACCACTAATAGGTAAGAAATCATGAGTCAAGTTACTGAACAATCCGTACGTTT
CCAGACCGCTTTGGCCTCTATTAAGCTCATTCAGGCTTCTGCCGTTTTGGATTTAACCGAAGATGATTTCGATTTTCTGACGAGTAACAA
INICIO E
AGTTTGGATTGCTACTGACCGCTCTCGTGCTCGTCGCTGCGTTGAGGCTTGCGTTTATGGTACGCTGGACTTTGTAGGATACCCTCGCTT
TCCTGCTCCTGTTGAGTTTATTGCTGCCGTCATTGCTTATTATGTTCATCCCGTCAACATTCAAACGGCCTGTCTCATCATGGAAGGCGC
TGAATTTACGGAAAACATTATTAATGGCGTCGAGCGTCCGGTTAAAGCCGCTGAATTGTTCGCGTTTACCTTGCGTGTACGCGCAGGAAA
FINAL E FINAL D INICIO J
CACTGACGTTCTTACTGACGCAGAAGAAAACGTGCGTCAAAAATTACGTGCGGAAGGAGTGATGTAATGTCTAAAGGTAAAAAACGTTCT
GGCGCTCGCCCTGGTCGTCCGCAGCCGTTGCGAGGTACTAAAGGCAAGCGTAAAGGCGCTCGTCTTTGGTATGTAGGTGGTCAACAATTT
FINAL J INICIO F
TAATTGCAGGGGCTTCGGCCCCTTACTTGAGGATAAATTATGTCTAATATTCAAACTGGCGCCGAGCGTATGCCGCATGACCTTTCCCAT
CTTGGCTTCCTTGCTGGTCAGATTGGTCGTCTTATTACCATTTCAACTACTCCGGTTATCGCTGGCGACTCCTTCGAGATGGACGCCGTT
GGCGCTCTCCGTCTTTCTCCATTGCGTCGTGGCCTTGCTATTGACTCTACTGTAGACATTTTTACTTTTTATGTCCCTCATCGTCACGTT

SECUENCIA COMPLETA de los 5375 nucleótidos del ADN del virus Φ*X*174. Aunque la cadena de ADN sea un bucle cerrado, aquí se lee la secuencia de izquierda a derecha en cada línea, primero de la parte superior a la inferior de esta página y, luego, lo mismo en la siguiente; la

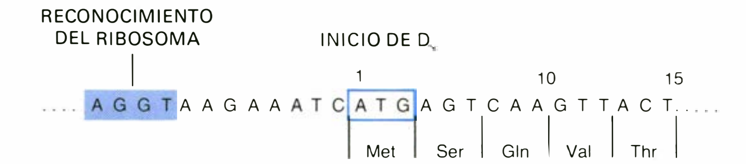
es que, en dos casos, se ha comprobado la existencia de un gen pequeño completamente solapado por otro mayor, es decir, que el mismo segmento de ADN lleva la información para la producción de dos proteínas cuya secuencia aminoácida es totalmente distinta. La economía del código genético ha logrado esta increíble proeza utilizando un truco sutil: los genes superpuestos presentan distintos órdenes de lectura en su codificación.

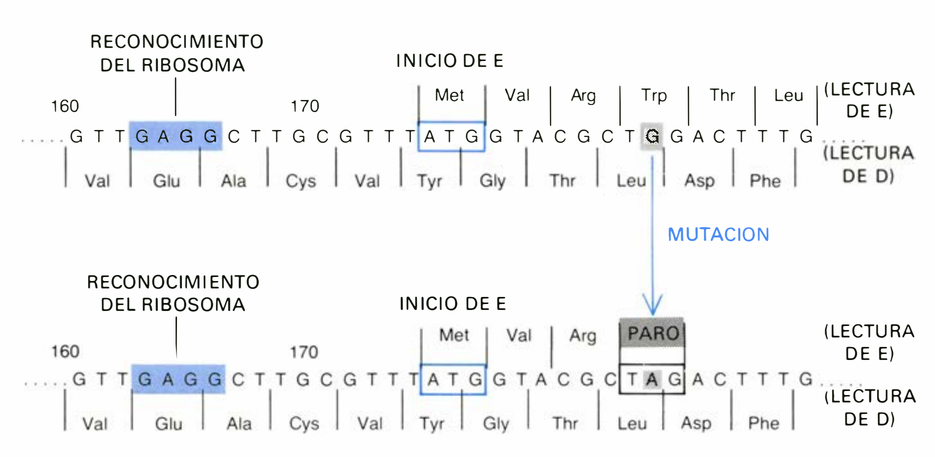
Este fenómeno de "un gen metido dentro de otro" se descubrió cuando se estaba buscando la localización del gen *E*. Los experimentos de construcción de mapas genéticos habían determinado que el orden de los genes correspondiente a una porción dada del genoma del $\Phi X174$ era *D, E, J*. También se habían determinado las secuencias aminoácidas completas de las dos proteínas *D* y *J*. Al relacionar las secuencias aminoácidas con las secuencias nucleotídicas recién obtenidas, se observó que las regiones codificadoras de los genes *D* y *J* eran contiguas. De hecho, lo que ocurre, como ya he comentado anteriormente, es que el codon de terminación del gen *D* se superpone al codon de iniciación del gen *J*. Parecía que ya no había lugar para el gen *E*, que los mapas genéticos localizaban entre *D* y *J*.

La localización del gen *E* no fue facilitada, como en el caso de los genes *D* y *J*, por la búsqueda de una correspondencia entre las secuencias aminoácida y nucleotídica, debido a que el virus produce cantidades tan pequeñas de proteína *E* que resultó totalmente imposible aislar la proteína y determinar su secuencia aminoácida. Para sustituir a este método, se utilizó otro más indirecto: se empezó a buscar un orden de lectura propio del gen *E* que estuviera compren-

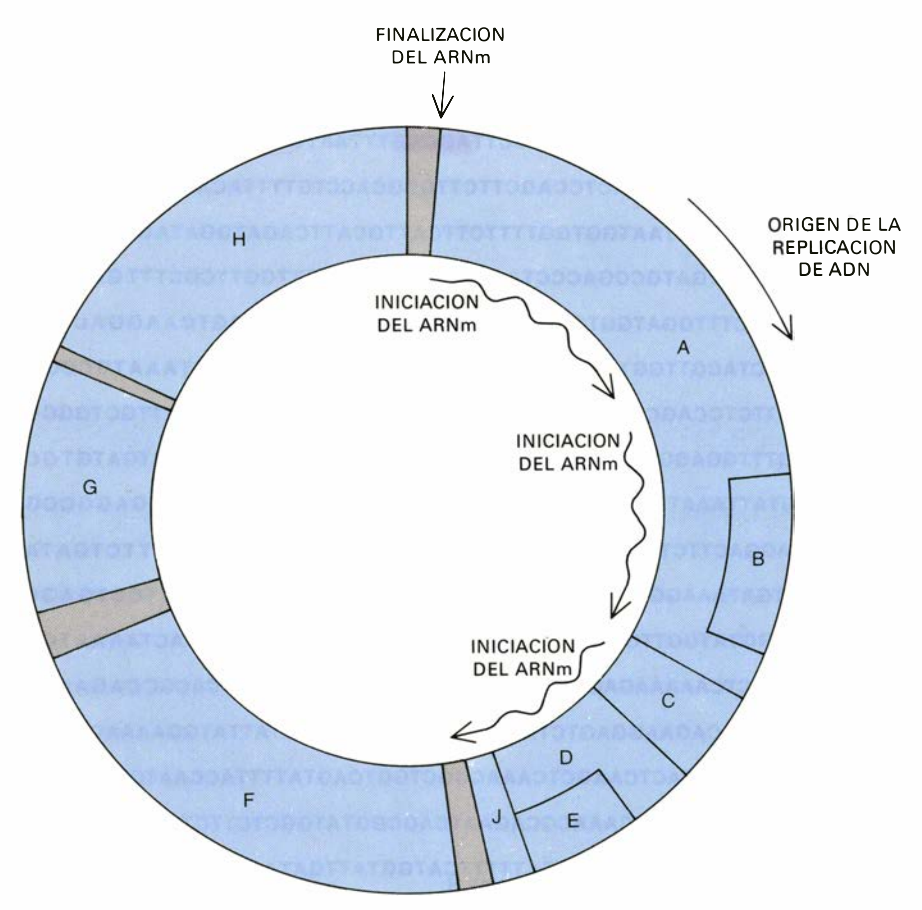
TATGGTGAACAGTGGATTAAGTTCATGAAGGATGGTGTTAATGCCACTCCTCTCCCGACTGTTAACACTACTGGTTATATTGACCATGCC
GCTTTTCTTGGCACGATTAACCCTGATACCAATAAAATCCCTAAGCATTTGTTTCAGGGTTATTTGAATATCTATAACAACTATTTTAAA
GCGCCGTGGATGCCTGACCGTACCGAGGCTAACCCTAATGAGCTTAATCAAGATGATGCTCGTTATGGTTTCCGTTGCTGCCATCTCAAA
AACATTTGGACTGCTCCGCTTCCTCCTGAGACTGAGCTTTCTCGCCAAATGACGACTTCTACCACATCTATTGACATTATGGGTCTGCAA
GCTGCTTATGCTAATTTGCATACTGACCAAGAACGTGATTACTTCATGCAGCGTTACCATGATGTTATTTCTTCATTTGGAGGTAAAACC
TCATATGACGCTGACAACCGTCCTTTACTTGTCATGCGCTCTAATCTCTGGGCATCTGGCTATGATGTTGATGGAACTGACCAAACGTCG
TTAGGCCAGTTTTCTGGTCGTGTTCAACAGACCTATAAACATTCTGTGCCGCGTTTCTTTGTTCCTGAGCATGGCACTATGTTTACTCTT
GCGCTTGTTCGTTTTCCGCCTACTGCGACTAAAGAGATTCAGTACCTTAACGCTAAAGGTGCTTTGACTTATACCGATATTGCTGGCGAC
CCTGTTTTGTATGGCAACTTGCCGCCGCGTGAAATTTCTATGAAGGATGTTTTCCGTTCTGGTGATTCGTCTAAGAAGTTTAAGATTGCT
GAGGGTCAGTGGTATCGTTATGCGCCTTCGTATGTTTCTCCTGCTTATCACCTTCTTGAAGGCTTCCCATTCATTCAGGAACCGCCTTCT
GGTGATTTGCAAGAACGCGTACTTATTCGCAACCATGATTATGACCAGTGTTTCAGTCGTTCAGTTGTTGCAGTGGATAGTCTTACCTCA
FINAL F
TGTGACGTTTATCGCAATCTGCCGACCACTCGCGATTCAATCATGACTTCGTGATAAAAGATTGAGTGTGAGGTTATAACCGAAGCGGTA
INICIO G
AAAATTTTAATTTTTGCCGCTGAGGGGTTGACCAAGCGAAGCGCGGTAGGTTTTCTGCTTAGGAGTTTAATCATGTTTCAGACTTTTATT
TCTCGCCACAATTCAAACTTTTTTTCTGATAAGCTGGTTCTCACTTCTGTTACTCCAGCTTCTTCGGCACCTGTTTTACAGACACCTAAA
GCTACATCGTCAACGTTATATTTTGATAGTTTGACGGTTAATGCTGGTAATGGTGGTTTTCTTCATTGCATTCAGATGGATACATCTGTC
AACGCCGCTAATCAGGTTGTTTCAGTTGGTGCTGATATTGCTTTTGATGCCGACCCTAAATTTTTTGCCTGTTTGGTTCGCTTTGAGTCT
TCTTCGGTTCCGACTACCCTCCCGACTGCCTATGATGTTTATCCTTTGGATGGTCGCCATGATGGTGGTTATTATACCGTCAAGGACTGT
GTGACTATTGACGTCCTTCCCCGTACGCCGGCAATAACGTCTACGTTGGTTTCATGGTTTGGTCTAACTTTACCGCTACTAAATGCCGC
FINAL G INICIO H
GGATTGGTTTCGCTGAATCAGGTTATTAAAGAGATTATTTGTCTCCAGCCACTTAAGTGAGGTGATTTATGTTTGGTGCTATTGCTGGCG
GTATTGCTTCTGCTCTTGCTGGTGGCGCCATGTCTAAATTGTTTGGAGGCGGTCAAAAAGCCGCCTCCGGTGGCATTCAAGGTGATGTGC
TTGCTACCGATAACAATACTGTAGGCATGGGTGATGCTGGTATTAAATCTGCCATTCAAGGCTCTAATGTTCCTAACCCTGATGAGGCCG
CCCCTAGTTTTGTTTCTGGTGCTATGGCTAAAGCTGGTAAAGGACTTCTTGAAGGTACGTTGCAGGCTGGCACTTCTGCCGTTTCTGATA
AGTTGCTTGATTTGGTTGGACTTGGTGGCAAGTCTGCCGCTGATAAAGGAAAGGATACTCGTGATTATCTTGCTGCTGCATTTCCTGAGC
TTAATGCTTGGGAGCGTGCTGGTGCTGATGCTTCCTCTGCTGGTATGGTTGACGCCGGATTTGAGAATCAAAAAGAGCTTACTAAAATGC
AACTGGACAATCAGAAAGAGATTGCCGAGATGCAAAATGAGACTCAAAAAGAGATTGCTGGCATTCAGTCGGCGACTTCACGCCAGAATA
CGAAAGACCAGGTATATGCACAAAATGAGATGCTTGCTTATCAACAGAAGGAGTCTACTGCTCGCGTTGCGTCTATTATGGAAAACACCA
ATCTTTCCAAGCAACAGCAGGTTTCCGAGATTATGCGCCAAATGCTTACTCAAGCTCAAACGGCTGGTCAGTATTTTACCAATGACCAAA
TCAAAGAAATGACTCGCAAGGTTAGTGCTGAGGTTGACTTAGTTCATCAGCAAACGCAGAATCAGCGGTATGGCTCTTCTCATATTGGCG
CTACTGCAAAGGATATTTCTAATGTCGTCACTGATGCTGCTTCTGGTGTGGTTGATATTTTTCATGGTATTGATAAAGCTGTTGCCGATA
FINAL H
CTTGGAACAATTTCTGGAAAGACGGTAAAGCTGATGGTATTGGCTCTAATTTGTCTAGGAAATAA

secuencia empieza con la región no codificadora anterior al gen *A* y finaliza con el codon de terminación del gen *H*. Las señales de reconocimiento de los ribosomas se indican en color sombreado, los codones de iniciación en los marcos de color y los codones de terminación en los negros.





EL SOLAPAMIENTO DE LOS GENES *D* Y *E* aparece aquí ilustrado. La traducción del gen *D* se desencadena al topar el ribosoma con el codon de iniciación *ATG* que sigue a una señal de reconocimiento del ribosoma *(línea superior)*. En cada codon, que consta de tres nucleótidos, se ha indicado el aminoácido especificado por el codon. A medio camino de la secuencia del gen *D (línea central)*, hay otra señal de reconocimiento del ribosoma y luego un codon de iniciación *ATG* en un orden de lectura distinto, que indica el inicio del gen *E*. El orden de lectura del gen *E* se identificó al descubrir un virus mutante en que la mutación cambiaba un *G* por un *A (línea inferior)*, cambiando, por tanto, el codon para el aminoácido triptófano *(Trp)* por un codon de terminación prematuro, *TAG*, que detiene la traducción del gen *E*. El orden de lectura del gen *D* no queda afectado, ya que tanto el codon *CTG* como el codon *CTA* especifican al aminoácido leucina *(leu)*.

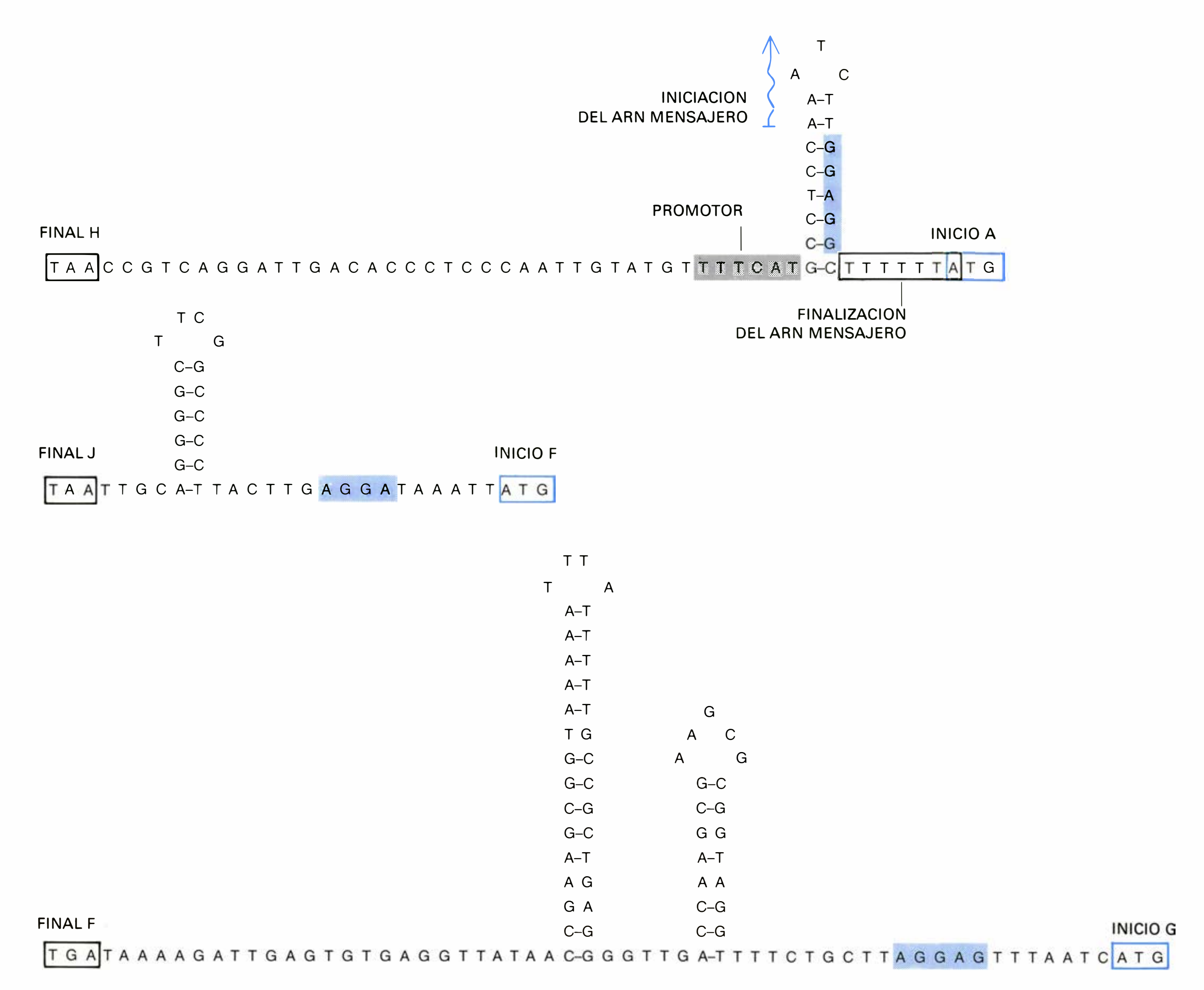


EL MAPA GENETICO del genoma de *ΦX*174 se ha afinado más ahora, a consecuencia de la determinación de la secuencia nucleotídica, por adición de las regiones no codificadoras indicadas *(en gris)*. Desde el principio del gen *A* hasta el final del gen *J*, no hay ninguna región de ADN que quede sin traducir; el gen *B* se encuentra dentro del gen *A* y el gen *E* se halla dentro del gen *D*.

dido en la secuencia *D-J*. La investigación se llevó a cabo con un mutante del *ΦX*174 que no fabrica la proteína *E*. El motivo de esta falta de producción no es que estos virus mutantes hayan perdido el segmento de ADN que constituye el código de la proteína *E*, sino que la mutación de un solo nucleótido convierte al codon de un aminoácido en uno de los tres codones de terminación y, por tanto, la traducción del ARN transcrito a partir del gen mutante finaliza prematuramente, al encontrarse los ribosomas con el codon de terminación anómalo. Sin embargo, existen cepas de bacterias cuya maquinaria traductora contiene una mutación "supresora" que supera el efecto del codon de terminación prematuro porque, en realidad, lo que hace es leer el codon erróneo de forma errónea, de tal modo que permite al virus mutante producir proteína *E* y multiplicarse.

Se hizo crecer al virus mutante del gen *E* en una de las mencionadas cepas bacterianas supresoras, y se secuenció el ADN vírico. Al comparar esta secuencia con la secuencia vírica normal, se podía identificar el cambio nucleotídico responsable de la terminación del gen *E*: en el ADN mutante, hay un *G* que está sustituido por un *A*. El cambio se halla localizado en la región del ADN que constituye el código de la proteína *D*. Se observó que dicho cambio, enmarcado en uno de los posibles órdenes de lectura, podía convertir un codon para el aminoácido triptófano, *TGG*, en un codon de terminación *TAG*, lo cual explicaría la terminación prematura. Sin embargo, el orden de lectura correspondiente a este cambio de codon era distinto del establecido para el gen *D* con toda seguridad: se hallaba desplazado un nucleótido hacia la derecha respecto al de *D*. Este nuevo orden de lectura explica la localización del gen *E*. (Es interesante apuntar que, en el orden de lectura del gen *D*, el cambio de *G* a *A* convierte el codon *CTG* en *CTA*. Por resultar que ambos codones eran el código para la leucina, la mutación del gen *E* no afectaba al producto proteico del gen *D*.)

No fue difícil localizar el inicio del gen *E*: bastaba con analizar la secuencia del ADN en busca de una secuencia de reconocimiento del ribosoma típica, seguida por un codon de iniciación *ATG* enmarcado en el orden de lectura correcto. A la fuerza, el final del gen *E* se encontraba en el primer codon de terminación topado al seguir el orden de lectura correcto. La localización de las señales de inicio y de final pusieron claramente de

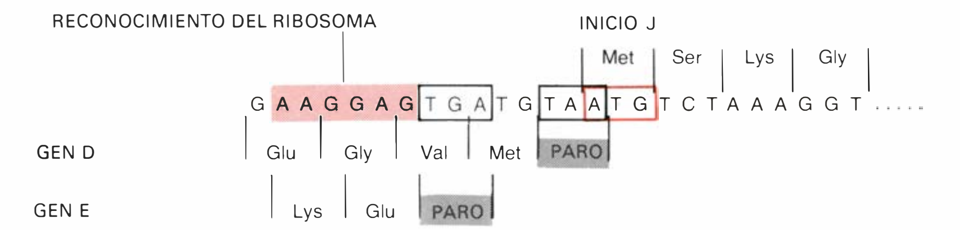


TRES REGIONES NO TRADUCIDAS. Están entre los genes *H* y *A*, *J* y *F*, y *F* y *G* respectivamente, que contienen secuencias autocomplementarias que forman bucles ahorquillados por apareamiento de bases. La región anterior al gen *A* contiene un promotor: un lugar de reconocimiento para el enzima ARN polimerasa, mediador de la transcripción del ADN a ARN mensajero; la transcripción empieza pocos nucleótidos más adelante. Se cree que los bucles ahorquillados de los espacios *H-A* y *J-F* están implicados en la finalización de la transcripción.

manifiesto que el gen *E* estaba completamente incluido en el interior del gen *D*. A partir de la secuencia nucleotídica y del orden de lectura se ha podido predecir la secuencia aminoácida de la proteína *E*, a pesar de que aún no haya podido aislarse.

Se había descartado la posibilidad de que los genes estuvieran solapados con órdenes de lectura diferentes basándose en argumentos teóricos, pues dicha posibilidad implica una seria limitación evolutiva. Si un mismo segmento de ADN puede leerse de dos maneras distintas, cualquier mutación que sea favorable en un orden de lectura puede no serlo en el otro; por ejemplo, puede introducir un codon de terminación prematuro. Los dos genes que se solapan tienen que evolucionar paralelamente, siendo los únicos cambios nucleotídicos permisibles los cambios que permiten que ambos órdenes de lectura sigan codificando una proteína viable.

En el caso de los genes *D* y *E*, se puede especular sobre el orden en que evolucionaron ambos genes. El razonamiento empieza con el hallazgo de que el ADN vírico tiene una gran proporción de nucleótidos *T*; siendo la tercera posición de los codones aquella en la que aparecen los *T* suplementarios con mayor frecuencia. Esta elevada frecuencia de los *T* en la tercera posición resulta manifiestamente cierta en la secuencia del gen *D*. Puesto que el orden de lectura del gen *E* se halla desplazado una posición hacia la derecha respecto al de *D*, los codones del gen *E* deben tener una elevada frecuencia de *T* en segunda posición. Este tipo de codones suelen especificar alguno de los aminoácidos hidrofóbicos (o que repelen el agua). Por tanto, la proteína *E* debe presentar una estructura conjunta algo similar a la de una molécula de detergente. Quizá dicha estructura pueda explicar la función de la proteína *E*: desgarrar la membrana externa de la célula huésped. (En el laboratorio, se consiguen romper las membranas de células bacterianas por tratamiento con soluciones detergentes; en los organismos superiores, algunas proteínas secretoras, que deben atravesar membranas, presentan una estructura de tipo detergente.) Por este motivo es por lo que suponemos que el gen *E* apareció después del gen *D*, como resultado de un acontecimiento mutacional que llegó a



LA NOTABLE ECONOMIA que realiza el ADN en su codificación queda patente en una porción que incluye el final de los genes solapados *D* y *E* y el principio del gen *J*. Hay una secuencia nucleotídica que desempeña tres funciones: el *AAGGAG* es un lugar de reconocimiento del ribosoma para la iniciación del gen *J*; estos mismos nucleótidos codifican, en dos órdenes de lectura distintos, aminoácidos pertenecientes a los genes *D* y *E*. Por último, el codon de terminación del gen *D* se superpone o solapa al codon de iniciación del gen *J*, que debe leerse en un orden diferente.

ser de alto valor adaptativo: le permitió al virus aprovechar su elevado contenido en *T* para romper las células que infectaba.

Esta explicación del origen del gen *E* parece implicar que el solapamiento de genes podría ser el resultado de un hecho muy especial que explotara una característica particular del ADN vírico. Existe otro par de genes en solapamiento en el *ΦX*174 que, por el contrario, no parece adaptarse a este tipo de razonamiento.

La contradicción aparente entre el pequeño tamaño del ADN vírico y el hecho de que codifica la síntesis de nueve proteínas había hecho surgir la hipótesis de que habrían más de un par de genes en solapamiento y, en concreto, de que el gen *B* podría estar totalmente incluido en el gen *A*. Se estudió dicha posibilidad de un modo muy similar al que se usó para el solapamiento de los genes *E* y *D*. En el interior del gen *A*, había una secuencia de reconocimiento del ribosoma que conducía a un *ATG*, aparentemente el codon iniciador del gen *B*. Este *ATG* se hallaba situado en un orden de lectura desplazado dos nucleótidos a la derecha (o un nucleótido a la izquierda) respecto al del gen *A*. La secuenciación de mutantes de terminación de cadena en ambos genes y la determinación de las mutaciones responsables de la creación de los codones de terminación permitieron confirmar los dos órdenes de lectura y se pudo establecer que el gen *B* estaba completamente contenido en el interior del gen *A*.

El solapamiento de los genes *A* y *B* es realmente sorprendente. Al parecer, las proteínas codificadas por estos genes funcionan como enzimas cuya actividad depende de su estructura concreta: a partir de ello parece lógico esperar que las limitaciones evolutivas respecto a los cambios en la secuencia aminoácida fueran mayores que las limitaciones respecto a estos cambios en una molécula de tipo detergente, como la de la proteína *E*. No obstante, nos podemos hacer una idea de cómo evolucionaron estos dos genes estudiando la distribución de los *T* en la tercera posición de los codones. En la región del gen *A* que precede al solapamiento, si se lee el gen en el orden adecuado, se observa una elevada frecuencia de codones que terminan con *T*; ahora bien, en la región de solapamiento esa elevada frecuencia se convierte en una característica del orden de lectura del gen *B*. La hipótesis de que el elevado nivel de *T* en tercera posición es un rasgo básico del ADN del *ΦX*174, sugiere que, en un principio, los genes *A* y *B* eran claramente distintos y que el *A* terminaba antes que comenzara el gen *B*; luego, habría surgido una mutación en lo que antes era el codon de terminación del gen *A*, prolongándose así la lectura del gen *A* a lo largo de todo el gen *B*.

Aún no está claro si el solapamiento resultará un fenómeno general del ADN de varios tipos de organismos. Hay que reconocer que el *ΦX*174 constituye un caso muy especial, ya que la cantidad total de su ADN está seriamente limitada por el tamaño físico de la cápside, en cuyo interior el ADN se encuentra empaquetado. Es muy probable que el único medio que tiene un genoma físicamente restringido para adquirir nuevas funciones por evolución sea desarrollando genes en solapamiento. En las células de los organismos superiores, entre los cuales están incluidos los mamíferos, parece que el problema se plantea a la inversa. En vez de faltar ADN para las funciones necesarias, parece haber un alto exceso de ADN en relación con el que se requiere para las funciones codificadoras y de control. Sin embargo, esto no significa necesariamente que no se encuentren genes solapados en los organismos superiores.

La combinación de ambos pares de genes en solapamiento y de los tres casos en que se solapan los codones de terminación y de iniciación significa, en conjunto, que desde el principio del gen *A* y a lo largo de la cadena hasta el final del gen *J* (lo que constituye más del 40 por ciento del genoma vírico), no hay ni un solo segmento de ADN que no se traduzca a proteínas. En cambio, al otro lado del mapa genético, la situación es más típica: es la región donde se sitúan los genes estructurales. Estos genes están separados por regiones claras, que no se traducen; estos espacios tienen una longitud de 39, 111, 11 y 66 nucleótidos respectivamente y se hallan situados entre los genes *J* y *F*, *F* y *G*, *G* y *H*, y *H* y *A*. Los espacios más largos contienen, cada uno, una secuencia autocomplementaria: una secuencia tal que la cadena sencilla del ADN puede tomar una forma ahorquillada, que es una estructura que se da por formación de un bucle y apareamiento de bases pertenecientes a la misma cadena vírica *(véase la ilustración de la página anterior)*. Somos de la opinión de que estos bucles en forma de horquilla podrían tener alguna función reguladora porque no son tan frecuentes en las regiones codificadoras del *ΦX*174 como en estos espacios no codificadores.

De hecho, ya se le han atribuido funciones de control muy concretas a diversas secuencias de estos espacios no traducidos. En la región que precede al inicio del gen *A*, cerca del bucle ahorquillado, se halla uno de los tres sitios del ADN de *ΦX*174 en los que el enzima ARN polimerasa reconoce al ADN e inicia el proceso de transcripción a ARN. Se han podido identificar varios sitios de este tipo, que se llaman promotores, en *E. coli* y sus virus; se ha comprobado que tienen una secuencia característica que concuerda con la hallada para el promotor del gen *A*. El espacio *H-A* contiene también el principal sitio del *ΦX*174 en que queda concluida la transcripción; según parece, la señal de esta terminación es la secuencia *TTTTTTA* precedida de un bucle ahorquillado. (¿Cómo puede ser que la terminación de la transcripción esté tan inmediatamente seguida por la iniciación? Basándose en trabajos realizados en otros sistemas, se ha especulado que lo que detiene la transcripción es el bucle más *TTTTTTA*; así, un ARN que acabara de iniciarse en la punta del bucle no finalizaría.) Hay un sitio de terminación de la transcripción menos importante entre los genes *J* y *F*, en el que la señal estaría constituida únicamente por la estructura ahorquillada. En cuanto a la región no traducida de mayor longitud, situada entre los genes *F* y *G*, no se le ha atribuido ninguna función particular de momento.

Sin embargo, no todas las señales de control del $\Phi X174$ se encuentran en regiones no traducidas. Algunas secuencias nucleotídicas sirven de región codificadora y de señal de reconocimiento. Por ejemplo, los promotores de transcripción que preceden a los genes *B* y *D* están situados en el interior de la región codificadora de los genes *A* y *C* respectivamente; tienen secuencias características de los sitios de reconocimiento de la ARN polimerasa, aun cuando toda la extensión de sus nucleótidos codifique aminoácidos.

El ejemplo más sorprendente de economía en la codificación genética lo hallamos en el caso de la secuencia de reconocimiento del ribosoma para el gen *J*. La secuencia, que es *AAGGAG*, no sólo sirve como sitio de reconocimiento para los ribosomas sino que también codifica a la proteína *D* en un orden de lectura y a la proteína *E* en otro orden de lectura distinto *(véase la ilustración de la página opuesta)*. Los lados de unión a los ribosomas que son propios de los genes *B*, *C*, *D* y *E* también se hallan incluidos en regiones codificadoras, aunque en este caso son regiones que codifican una sola proteína. En todos estos ejemplos, la secuencia de ADN tiene que haber evolucionado de modo que no quedara perjudicada ninguna de sus múltiples funciones.

Estas cortas e inesperadas observaciones sobre la organización del genoma vírico han sido los primeros frutos de la secuenciación completa del $\Phi X174$. El modelo primitivo de un ADN con regiones codificadoras separadas por regiones espaciadoras de función principalmente reguladora ha tenido que someterse a revisión a raíz del descubrimiento de genes solapados y de la observación de que un mismo segmento de ADN puede tener ambas funciones, a saber: codificadora y de control. Además, estos solapamientos sugieren que las limitaciones evolutivas, por lo menos en algunas secuencias nucleotídicas, han resultado ser más estrictas de lo que se creía.

Ahora que ya se puede secuenciar al ADN fácilmente y en poco tiempo, es de esperar que en los próximos años se establezca la composición exacta de un gran número de ADN. En especial, unas nuevas técnicas de recombinación de ADN de distintas especies han permitido la determinación de la secuencia de algunas regiones de ADN en sistemas distintos a los virus; ello conduce al conocimiento de los mecanismos complejos mediante los cuales se expresan los genes en organismos superiores.



DESPLAZAMIENTO HORIZONTAL del suelo, producido durante un terremoto en el Imperial Valley de California, que alteró la distribución regular de los árboles en un cultivo de agrios. Esta foto aérea de una huerta situada a unos 11 kilómetros al este de Calexico se tomó poco después del seísmo de 1940; en ella puede seguirse el trazado de la falla de San Andrés, que atraviesa diagonalmente los campos de frutales.

El movimiento del suelo en los terremotos

El deslizamiento a lo largo de una falla que origina un terremoto irradia ondas sísmicas. La forma exacta en que estas ondas sacuden el suelo incide en los proyectos de edificios y otras estructuras en las zonas afectadas por los terremotos

David M. Boore

El año pasado murieron medio millón de personas a causa de un terremoto que devastó la ciudad industrial china de Tangshan. Con los años, la parte occidental de los Estados Unidos ha sufrido considerables daños producidos por los movimientos sísmicos, si bien el número de víctimas ha sido relativamente reducido. El bajo índice de afectados se ha debido, en parte, a que muchos de los terremotos más importantes se produjeron en zonas con población dispersa o, casualmente, en las primeras horas de la mañana cuando la mayoría de los grandes edificios públicos o comerciales se hallaban casi vacíos. Sin embargo, a lo largo de las últimas décadas, no pocas de las regiones del occidente norteamericano, proclives a los fenómenos sísmicos, han experimentado una urbanización progresiva. En ellas se han construido, o están en fase de planificación, más edificios de grandes proporciones y equipamientos notables, como presas por ejemplo. Si estas estructuras se derrumbaran durante un terremoto futuro, podrían morir, o quedar heridas, gran número de personas.

La atención actual de muchos sismólogos está centrada en la determinación de los medios que reduzcan los riesgos producidos por los terremotos, a partir de la posibilidad de predecir sus consecuencias. Para muchos, la palabra predicción sísmica sugiere probablemente la determinación de la hora, el lugar y la magnitud de futuros terremotos. Es igualmente importante determinar qué tipo de sacudida, de entre las muchas posibles, es más probable que experimente el suelo durante el movimiento sísmico, así como la fuerza de la misma y su duración. El conocimiento del tipo de movimiento previsible del suelo permite que se proyecten aquellas estructuras que no necesiten, para poder sobrevivir después de una sacudida, niveles de resistencia superfluos y antieconómicos.

Para predecir la formación de un terremoto y el movimiento del suelo que consiguientemente generará, se hace imprescindible la comprensión de las características de la fuente sísmica. Hasta ahora, la mayoría de nuestros conocimientos sobre las fuentes sísmicas procedía de las mediciones hechas, durante terremotos reales, en las estaciones sismológicas, situadas a cierta distancia del lugar de origen. Tales mediciones nos informaban de algunas características promedias de la fuente sísmica, por ejemplo, de las dimensiones de la alteración original y el movimiento global implicado en la misma.

Las características o propiedades medias son muy útiles a la hora de dilucidar cómo se libera la energía sísmica y cómo se transmite a lo largo de grandes extensiones; y han resultado igualmente de incalculable valor para determinar la estructura y naturaleza del interior de la tierra y calcular la probabilidad de que se produzcan grandes terremotos en determinadas regiones. Sin embargo, estas propiedades medias suministran poca información acerca de las características concretas de las sacudidas del suelo en las zonas inmediatas que rodean la fuente sísmica. Y es precisamente este tipo de información la que necesitan los ingenieros de estructuras. Por ello, algunos sismólogos empiezan actualmente a investigar en detalle todo lo relativo a las fuentes sísmicas. Este importante tema de estudio, que podría denominarse sismología de los movimientos intensos, se encuentra aún en sus inicios y sería de desear que progresara con rapidez.

Desde el punto de vista histórico, nuestra comprensión de la causa que produce los terremotos es relativamente reciente. A mediados del siglo XIX se había observado ya que los daños producidos por muchos terremotos se concentraban en una zona estrecha, lo que daba a entender la existencia de una fuente localizada. Sin embargo, hasta el terremoto de San Francisco, en 1906, no se constató la formación de terremotos a partir del deslizamiento a lo largo de una falla de la corteza terrestre. En un estudio clásico, llevado a cabo poco después del terremoto, Harry F. Reid, de la Johns Hopkins University, descubrió que, a lo largo de varios centenares de kilómetros del recorrido de la falla de San Andrés, las vallas y carreteras que cruzaban el accidente habían quedado desplazadas hasta valores máximos de seis metros. Asimismo, una serie de mediciones geodésicas, realizadas antes y después del terremoto, demostraron que las rocas paralelas a la falla habían sido reformadas y cizalladas. Tomando como base estas observaciones, Reid propuso la teoría del rebote elástico para explicar los terremotos.

Según esta teoría, las rocas son elásticas, y en ellas se puede almacenar energía mecánica de la misma manera que en un muelle comprimido. Cuando los dos bloques que forman los labios opuestos de la falla se ven afectados por un pequeño movimiento, éste deforma elásticamente las rocas cercanas a la fractura. Cuando el esfuerzo llega a ser mayor que la resistencia de la falla a la fricción, el equilibrio existente se rompe por su punto más débil.

Este punto de ruptura inicial, denominado hipocentro, puede encontrarse cerca de la superficie o por debajo de ella.

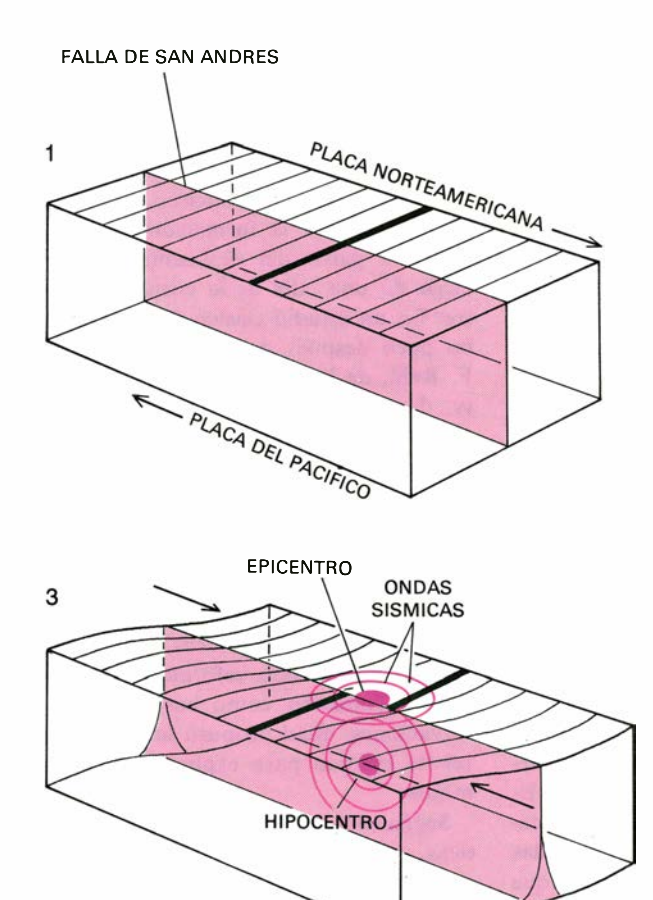
A partir del hipocentro, la ruptura se propaga rápidamente a lo largo de la superficie de falla, provocando el inicio de un deslizamiento diferencial en las rocas de los labios opuestos de la misma. Se libera, súbita y violentamente, una parte del esfuerzo de fricción que las rocas habían desarrollado entre sí antes de la ruptura. Las rocas existentes a lo largo de la falla experimentan un efecto de rebote, o de vuelta a su posición primitiva, a una posición de equilibrio, en cuestión de segundos. La energía elástica almacenada en las rocas se libera en forma de calor, generado por la fricción, y en forma de ondas sísmicas. Las ondas sísmicas se irradian a partir del hipocentro en todas direcciones, dando lugar al terremoto. El punto de la superficie terrestre situado sobre el hipocentro es el epicentro del terremoto.

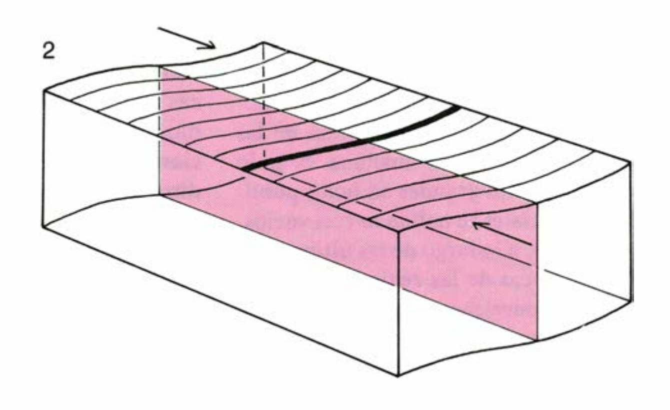
En algunos casos, las rocas no rebotan en un período de segundos sino que tal efecto dura minutos, días e incluso años; entonces, la energía sísmica radiada en un momento dado es muy pequeña. A este proceso lento se le conoce con el nombre de deslizamiento asísmico o "creep". No se comprende bien por qué la energía sísmica se libera violentamente en unas ocasiones y en otras no.

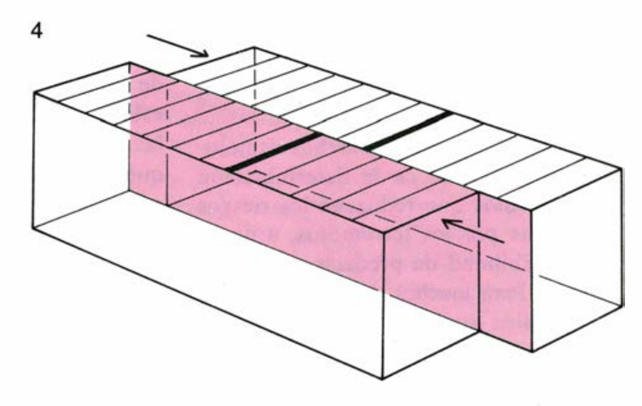
Si bien los detalles físicos de la teoría del rebote elástico siguen siendo poco conocidos, el modelo conceptual del proceso de fracturación concuerda bien con las hipótesis actuales de la tectónica de placas. La mayoría de los terremotos se originan en zonas en donde las inmensas placas litosféricas que constituyen la envoltura más externa de la superficie terrestre sufren efectos de cizalla mutuos.

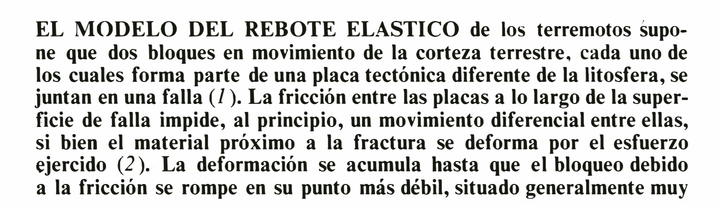
El concepto de deslizamiento a lo largo de una falla es fundamental en casi todos los estudios sobre fuentes sísmicas. En realidad, esta idea se desarrolló sobre todo a partir de las investigaciones llevadas a cabo en terremotos registrados a lo largo de la falla de San Andrés. Esta fractura tiene una longitud grande, si bien no es profunda; los movimientos sísmicos ocurridos debido a su movimiento están restringidos más o menos a los 15 kilómetros superiores de la corteza. A pesar de ello, el estudio de esta falla superficial ha conducido a un modelo que explica satisfactoriamente la deformación del suelo y la radiación de ondas sísmicas a partir de todos los tipos de fuentes, desde las que originan los deslizamientos más superficiales hasta las rupturas localizadas a profundidades del orden de 700 kilómetros, a lo largo del borde en avance de una placa que se hunde bajo otra.

El tipo de deformación del suelo y la naturaleza de las ondas sísmicas que se irradian durante el terremoto proporcionan información básica sobre la fuente

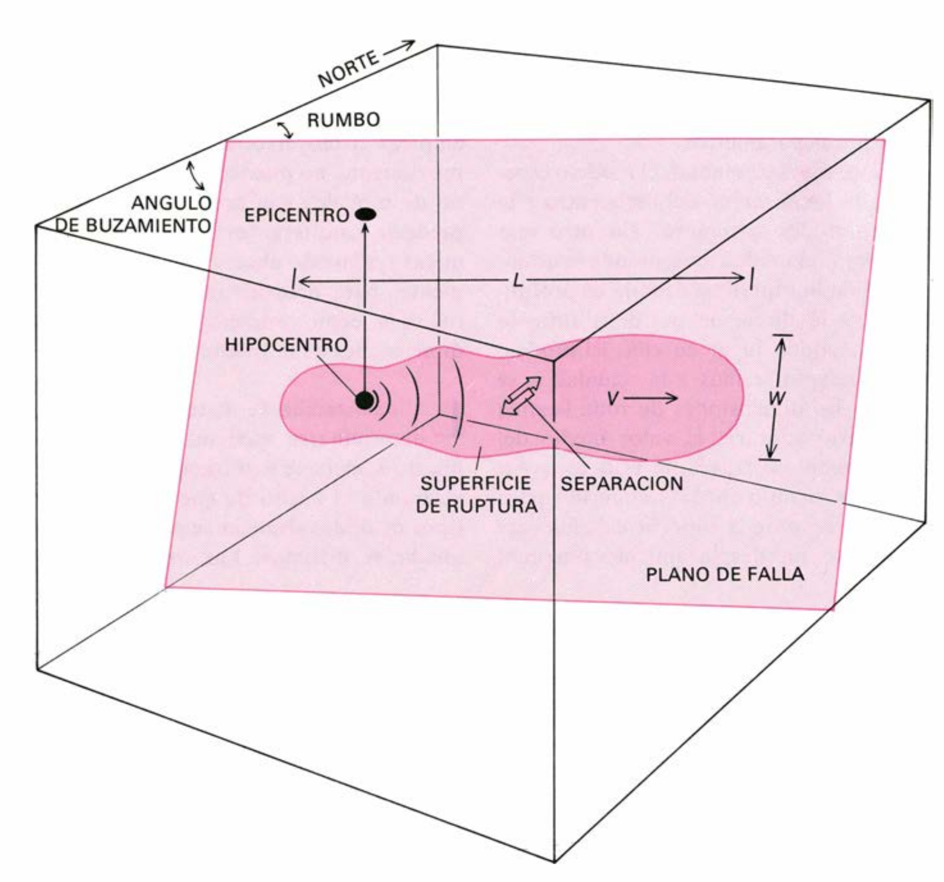







EL MODELO DEL REBOTE ELASTICO de los terremotos supone que dos bloques en movimiento de la corteza terrestre, cada uno de los cuales forma parte de una placa tectónica diferente de la litosfera, se juntan en una falla (*1*). La fricción entre las placas a lo largo de la superficie de falla impide, al principio, un movimiento diferencial entre ellas, si bien el material próximo a la fractura se deforma por el esfuerzo ejercido (*2*). La deformación se acumula hasta que el bloqueo debido a la fricción se rompe en su punto más débil, situado generalmente muy por debajo de la superficie (*3*). La ruptura se extiende a partir de este punto, o hipocentro, con la consiguiente radiación de ondas sísmicas. El punto que cae en la vertical del hipocentro, a donde las ondas llegan primero a la superficie, es el epicentro del terremoto. Conforme la ruptura se extiende a lo largo de la superficie de falla los bloques se mueven diferencialmente entre sí, generalmente en pocos segundos, alcanzando el reposo en una nueva posición de equilibrio (*4*). La tensión alrededor de la falla desaparece y el suelo "rebota" a su estado primitivo.

sísmica: sus dimensiones, su forma y su orientación. La amplitud y el período de las ondas varían grandemente. Cuando una falla se mueve, el propio proceso de ruptura suele durar entre una fracción de segundo (para un terremoto pequeño) y cinco minutos (para otro grande). Las ondas generadas por el movimiento de la falla pueden tener períodos que oscilan desde prácticamente infinito hasta menos de una décima de segundo. Las ondas sísmicas de período más largo corresponden a una deformación casi permanente del suelo alrededor de la falla. Las de período más corto caen dentro del campo auditivo débil. Las ondas cuyo período es de una hora, más o menos, poseen una frecuencia que coincide con la frecuencia de resonancia de la tierra; y así, determinan que el planeta entero retumbe como una gigantesca campana.



MODELO IDEAL de la fuente sísmica, suficiente para describir la mayoría de los terremotos mediante una docena de variables. En el modelo, la ruptura empieza en el hipocentro a h kilómetros de profundidad, se extiende por un plano de falla a una velocidad V y, finalmente, cesa después de haberse propagado en una región de longitud media L y anchura media W. La orientación del plano de falla se determina por los valores angulares de su rumbo y buzamiento. El movimiento entre las dos superficies de la falla *(flechas grandes)* puede tener cualquier orientación en el plano. Por término medio, el movimiento necesita τ segundos para alcanzar su separación final. Todos estos parámetros se determinan a partir de los registros de las ondas sísmicas realizados.

La amplitud de las ondas sísmicas puede variar desde micrómetros (millonésimas de metro) hasta decenas de metros. El valor de la deformación provocada en el suelo por las ondas disminuye con la distancia al terremoto. En el gran terremoto de Chile (1960), por ejemplo, el desplazamiento total de algunos puntos inmediatamente adyacentes a la falla se elevó hasta 20 metros. En Los Angeles, a una distancia equivalente a un cuarto de meridiano, el desplazamiento máximo del suelo fue de unos dos milímetros.

Puesto que las ondas sísmicas presentan un espectro tan dilatado en cuanto a amplitud y período, se necesitan tipos muy distintos de instrumentos y técnicas experimentales para recoger toda la información radiada por una fuente sísmica. Repetidas campañas geodésicas en la superficie terrestre pueden dar cuenta de deformaciones del suelo originadas por ondas sísmicas con períodos variables entre días y años. Se han diseñado distintos tipos de sismógrafos para registrar ondas sísmicas con períodos que oscilan entre una hora y una centésima de segundo. Algunos instrumentos son tan sensibles que pueden detectar movimientos mínimos, del orden de un micrómetro, al que amplifican decenas de miles de veces con objeto de registrarlos sobre el papel. La robustez de otros les permite soportar las tremendas aceleraciones de los terremotos más violentos.

El registro producido por el sismógrafo, el sismograma, contiene gran cantidad de información cuyo descifrado no es ni simple ni directo, ni siquiera con la ayuda de un ordenador. Las ondas registradas en un sismograma después de atravesar la tierra pueden considerarse como una música de violín registrada en una cinta magnética, una vez transmitida por una línea telefónica que distorsiona la música. En este símil, el violín corresponde a la fuente sísmica, la línea telefónica a la tierra elástica y no homogénea que distorsiona la señal que pasa a través suyo, y, la cinta magnetofónica, al sismograma (que también distorsiona la señal cuando la registra).

Resulta fácil corregir la distorsión producida por la cinta magnetofónica. Lo difícil es intentar deducir algo acerca de la naturaleza del violín basándose en el sonido distorsionado que se recibe en el extremo de la línea telefónica. Si se supone que esta última carece de distorsión, se podría entonces concluir con razón que un violín produce intrínsecamente un sonido áspero. Por otra parte, si se sabe cómo suena un violín cuando se oye "in vivo", podríamos echar mano de este conocimiento para entender cómo filtra y distorsiona la música la línea telefónica.

El sismólogo se enfrenta a un problema similar cuando examina el registro de un terremoto. En sismología, el papel de filtro que ejerce la tierra, y que distorsiona las ondas sísmicas, es complejo debido a que la estructura interna del globo también lo es. Sin embargo, gracias a varias décadas de investigación geológica, sabemos hoy mucho más sobre la estructura interna de la tierra, y del modo cómo distorsiona una señal sísmica, que de la propia fuente. Puesto que ésta se localiza generalmente en zonas profundas del subsuelo, su radiación sísmica no puede ser "oída" en directo. Los sismólogos deben deducir la naturaleza de la fuente a partir de un método indirecto, que consiste en construir un modelo teórico de la misma, calcular las características y distribución de la radiación sísmica producida por el modelo, estimar cómo se distorsionaría la señal si se propagara por la tierra hasta el sismógrafo y comparar el sismograma sintético con el realmente registrado. Repitiendo el procedimiento varias veces con mejor información, se puede afinar en lo concerniente a la descripción de la fuente

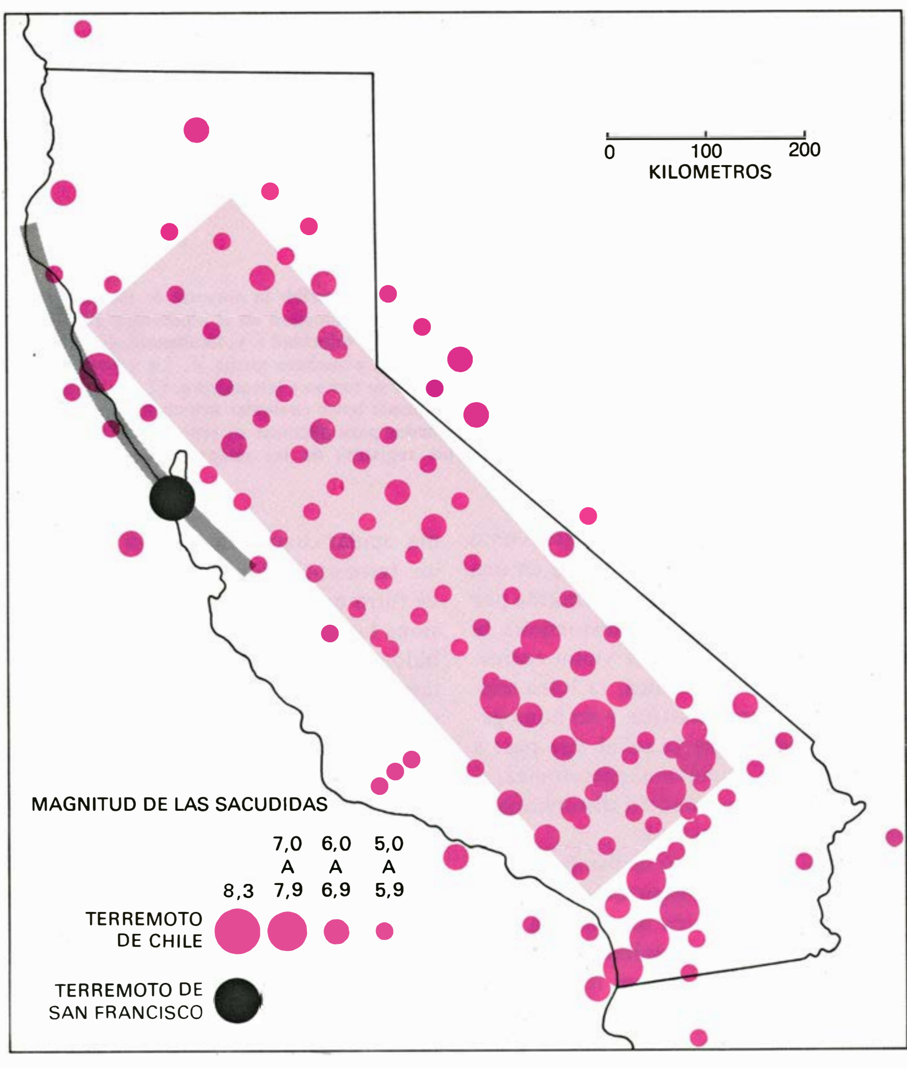
sísmica. Los modelos actuales construidos de esta forma pretenden explicar el complejo proceso de ruptura mediante unos pocos parámetros.

En un nivel elemental, el modelo especifica la localización del hipocentro y la magnitud del terremoto. En otro más complejo, el modelo comprende la orientación de la superficie de falla en profundidad y la dirección del deslizamiento que ha tenido lugar en ella. El modelo puede adaptarse más a la realidad si se añaden las dimensiones de toda la zona que sufrió ruptura, el valor medio del deslizamiento a través de esta zona y el lapso de tiempo medio requerido para que un punto de la superficie de falla experimente un desplazamiento máximo. Puesto que la fricción se opone al movimiento diferencial entre los dos labios de la falla, se cree que cuando una fractura empieza a moverse la dirección de este movimiento no puede invertirse. Este tipo de modelos son muy indicados para predecir los diferentes tipos de ondas sísmicas realmente observados, y, especialmente, para predecir ondas cuya longitud sea como mínimo parecida a las dimensiones de la fractura.

La localización de un terremoto puede determinarse mediante un procedimiento semejante a la triangulación, aprovechando el hecho de que los diferentes tipos de ondas sísmicas se propagan a velocidades distintas. Las ondas sísmicas son de dos tipos principales: ondas *P* y ondas *S*. Las ondas *P* son ondas de compresión longitudinales, que se propagan por las zonas más internas de la tierra viajando incluso a través del manto inferior y del núcleo líquido. Las ondas *S* son ondas de cizalla transversales, que se propagan a través de las partes sólidas del globo.

Las ondas *P* se propagan sensiblemente más aprisa que las *S*. En un lugar cercano a la fuente del terremoto, los dos tipos de ondas llegarán muy juntas, pero en otro más alejado la *S* se retrasará significativamente respecto de la onda *P*. Observando la diferencia entre los tiempos de llegada de los dos tipos de ondas en una estación cualquiera se puede calcular la distancia que separa la estación del terremoto. Este cálculo realizado para una sola estación no determina la dirección del movimiento sísmico; ahora bien, cuando se combinan las observaciones procedentes de tres o más estaciones, se puede determinar con precisión la localización del fenómeno. Si existen datos suficientes, también se puede localizar los terremotos a partir solamente de las ondas *P*. De hecho, ésta es la técnica utilizada por el National Earthquake Information Service, de Golden (Colorado), que coteja datos sísmicos registrados en todo el mundo y suministra información sobre la posición de un terremoto con la mayor rapidez posible después de cada fenómeno.

La medida más comúnmente aceptada de la fuerza de un terremoto es la escala de magnitudes desarrollada con posterioridad a las décadas de 1930 y 1940 por Charles F. Richter y Beno Gutenberg, del Instituto de Tecnología de California. La escala se basa en el concepto de que, idealmente, la magnitud determinada debería ser una medida absoluta de la energía liberada por el propio terremoto y no tendría que quedar afectada por la localización de la estación sismológica o por el tipo de sismógrafo empleado. El método de Richter para determinar la magnitud de un movimiento sísmico es muy simple. En primer lugar, el sismólogo mide la amplitud del movimiento del suelo registrada en una parte concreta del tren de ondas sísmicas. En segundo lugar, divide esta amplitud registrada del movimiento del suelo por la amplificiación propia del sismógrafo correspondiente para estimar el verdadero movimiento del mismo en la estación. En tercer lugar, halla el logaritmo en base 10 de este movimiento del suelo. En cuarto lugar, aplica determinadas correcciones empíricas a este número para



LA MAGNITUD es una medida inadecuada de las dimensiones reales de los grandes terremotos. El terremoto de San Francisco, de 1906, y el de Chile, de 1960, tuvieron ambos una magnitud de 8,3. Sin embargo, el área que sufrió ruptura en el de San Francisco *(gris)* tenía una profundidad de 15 kilómetros y una longitud de 400, mientras que el área fracturada en el de Chile *(color)* se extendió hasta una profundidad igual a la mitad de la anchura del estado de California. El círculo negro sitúa el epicentro del terremoto de San Francisco; los círculos en color representan la localización de las sacudidas posteriores al terremoto de Chile con respecto a su epicentro *(círculo en color mayor)*, superpuestos en el mapa de California, para su cotejo escalar. El diámetro de cada círculo representa la magnitud de la sacudida correspondiente. Puesto que los terremotos, en California, se producen por movimientos diferenciales horizontales de las placas entre sí, y no por subducción de una placa debajo de otra, como en Chile, ningún seísmo californiano será igual a otro chileno.

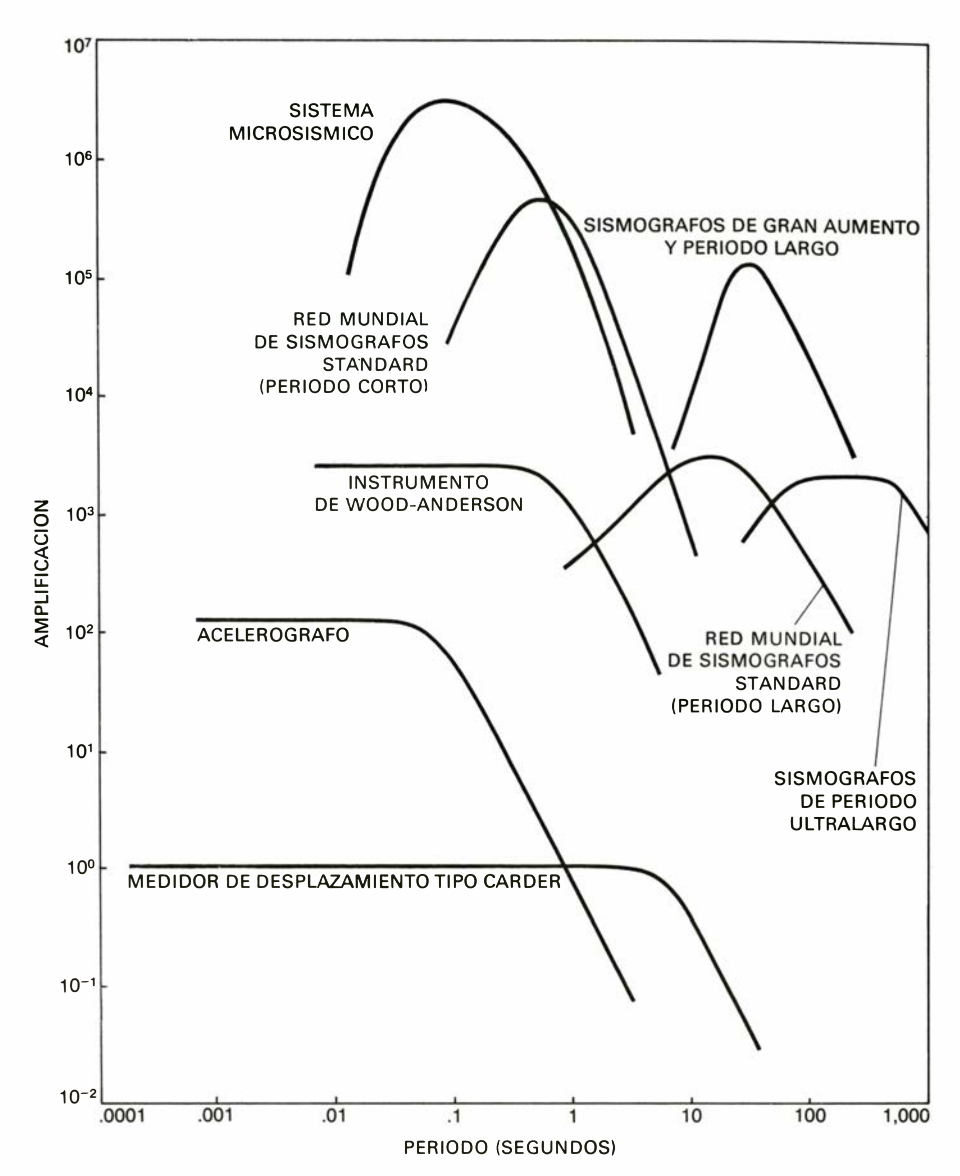
compensar tanto la atenuación del movimiento del suelo, debida a su propagación y alejamiento de la fuente, como el grado de influencia que las condiciones geológicas locales tienen sobre el registro de un determinado sismógrafo.

Las correciones empíricas se aplican de forma tal que, para un terremoto dado cualquiera, debería encontrarse la misma magnitud en todas las estaciones sismográficas. En la práctica, las magnitudes difieren de una estación a otra, calculándose una magnitud media a partir de todas ellas. En la escala de magnitudes de Richter, los números mayores corresponden a acontecimientos igualmente mayores. Al fundarse la escala en el logaritmo decimal del desplazamiento del suelo corregido, cada aumento en una unidad de magnitud implica un aumento según un factor de diez en la amplitud del movimiento del suelo. La escala de magnitudes no está fijada en su extremo superior habiéndose medido además valores negativos.

Hay varias escalas de magnitud que se utilizan regularmente, basándose cada una de ellas en una parte distinta del tren de ondas sísmicas. Una de éstas es la escala de magnitud de la onda de volumen medida a partir de las ondas *P* que se propagan por el interior de la tierra y llegan al sismógrafo antes que cualquier otro tipo de ondas. Por convenio, las ondas *P* con un período aproximado de un segundo, se utilizan para la determinación de la magnitud. Otra escala es la de magnitud de la onda de superficie, medida a partir de las ondas dispersas que se propagan por la superficie terrestre y llegan al sismógrafo algo más tarde. Las ondas de superficie empleadas tienen períodos de 20 segundos. Las dos escalas de magnitud se calibran entre sí, de suerte que, por regla general, ambas darán el mismo valor cuando el terremoto registrado tenga una magnitud de 6,75. Midiendo las dos magnitudes de un terremoto dado, se obtiene una estimación de la cantidad total de energía sísmica radiada en dos regiones completamente distintas del espectro sísmico. Para un gran terremoto, la magnitud de la onda de superficie es generalmente mayor que la magnitud de la onda de volumen. Este hecho significa que la excitación en la parte del espectro de período largo aumenta más aprisa, en relación a la importancia del terremoto, que la excitación en la parte de período corto del espectro.

Una vez determinado, a partir de los sismogramas, la localización y magnitud de un terremoto, el tipo de información que luego puede obtenerse más fácilmente se refiere a la geometría de la fuente sísmica: la orientación de la falla en el interior de la tierra, las dimensiones de la parte del plano de la fractura que se ha movido y la dirección del movimiento en dicho plano. Del mismo modo que una batería de antenas de radar tiene unas características definidas de radiación, con cantidades elevadas de energía dirigidas hacia determinadas direcciones y cantidades menores dirigidas hacia otras, una fuente sísmica tiene igualmente unas características definidas y de acuerdo con ellas irradia energía sísmica. Las características de la radiación no sólo determinan la amplitud de la señal sísmica en distintas direcciones, sino que determinan también cómo se polarizan las ondas.

Las características de la radiación pueden comprenderse por medio de un experimento sencillo con un cubo de gomaespuma. Si se hiende la parte superior del cubo y se aprietan los dos lados horizontalmente en direcciones opuestas y paralelamente a la hendi-

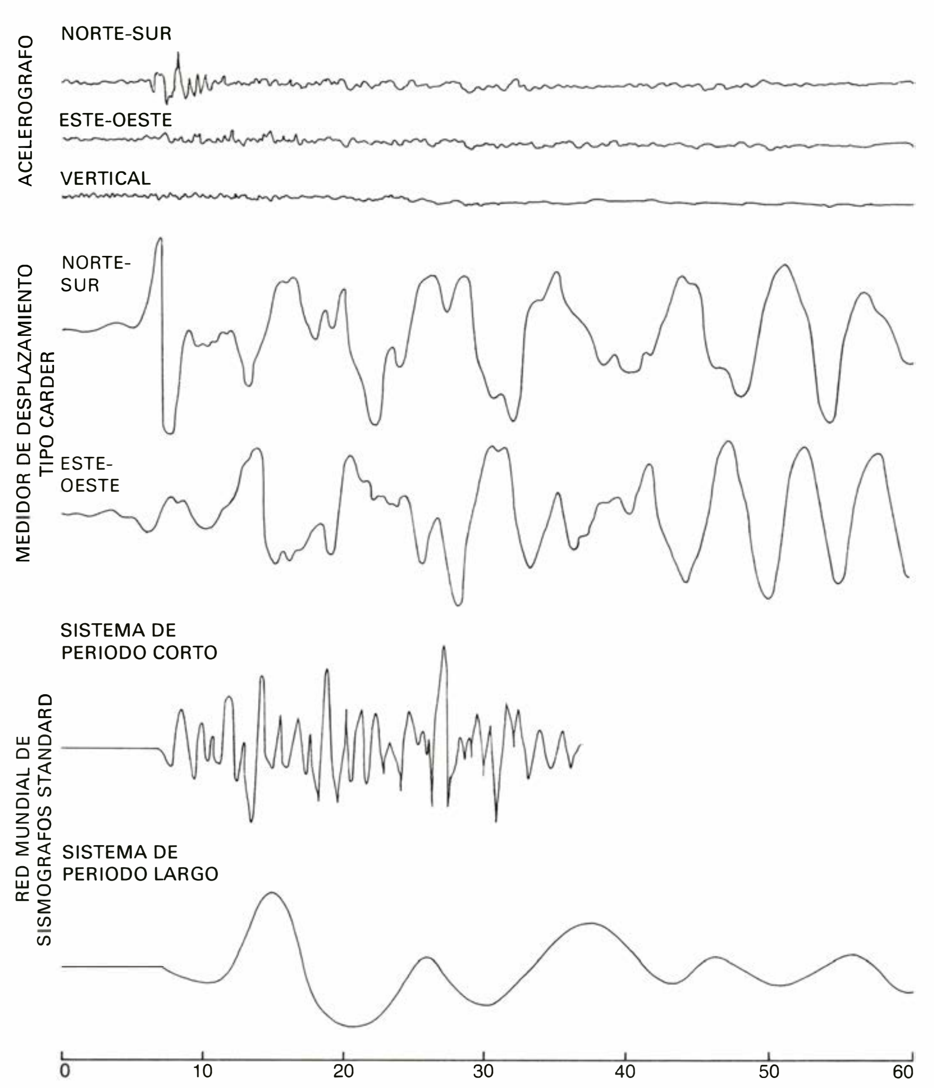


RESPUESTA DE SISMOGRAFOS de diferentes tipos, que ha sido adaptada para controlar las ondas sísmicas en un dilatado espectro de período y amplitud. La amplificación del instrumento es el número de veces que éste amplía el movimiento del suelo, a fin de que pueda registrarse. La amplitud del movimiento del suelo en centímetros es aproximadamente igual a la inversa de la amplificación. En los instrumentos más sensibles, la amplificación está limitada por las vibraciones ambientales del suelo producidas por el viento y el oleaje. El sistema microsísmico registra pequeños terremotos en un radio de unos 100 kilómetros del instrumento. El aparato de Wood-Anderson registra terremotos moderados a varios centenares de kilómetros de distancia. Esos terremotos moderados ocurridos en prácticamente cualquier lugar del mundo pueden, a su vez, ser registrados por los sistemas de período corto y largo de la Red Mundial de Sismógrafos Standard o por instrumentos especiales, como el sismógrafo de período ultralargo o el sismógrafo de gran aumento y período largo. El medidor tipo Carder y el acelerógrafo registran sacudidas fuertes cercanas a la falla.

dura, se podrá comprobar que la espuma se comprime en dos cuadrantes diametralmente opuestos y se dilata en los otros dos cuadrantes. Cuando una falla se mueve, el material situado a su alrededor sufre una compresión y extensión similares. Las primeras ondas emitidas a partir de una falla sísmica muestran la misma distribución de compresiones y extensiones. La distribución de tales ondas en la superficie revela, por tanto, la orientación del plano de falla y la dirección relativa del movimiento.

Sin embargo, en la experiencia realizada con el cubo de gomaespuma los cuadrantes en compresión y en dilatación están claramente separados por dos líneas ortogonales: una es la falla y la otra es perpendicular a la misma. Las observaciones hechas sobre las características de la radiación emitida por un terremoto determinan la orientación de dos planos perpendiculares similares, pudiendo ser la falla sísmica uno cualquiera de los dos. La ambigüedad puede resolverse si se conoce la orientación del plano de falla real gracias a la geología local. La otra posibilidad consiste en determinar la orientación del plano del accidente existente a partir de las características de las sacudidas posteriores, que son unos temblores menores que suelen seguir al terremoto, ya que los hipocentros de los mismos están generalmente dispersos a lo largo del plano de la fractura.

La información recogida sobre la geometría de las fallas a partir de los terremotos ha resultado ser muy valiosa en el desarrollo de la teoría de la tectónica de placas. Ha desempeñado un papel clave a la hora de identificar las fracturas existentes entre las placas litosféricas y los movimientos relativos de estas últimas. Las ondas sísmicas procedentes de un terremoto también suministran información sobre las dimensiones de la zona que sufrió ruptura a lo largo del plano de falla. Hasta qué punto pueda conocerse la zona de ruptura depende de la longitud de onda de la radiación sísmica; como ocurre en óptica, en donde la longitud de onda de la luz limita la resolución del campo de observación visual.



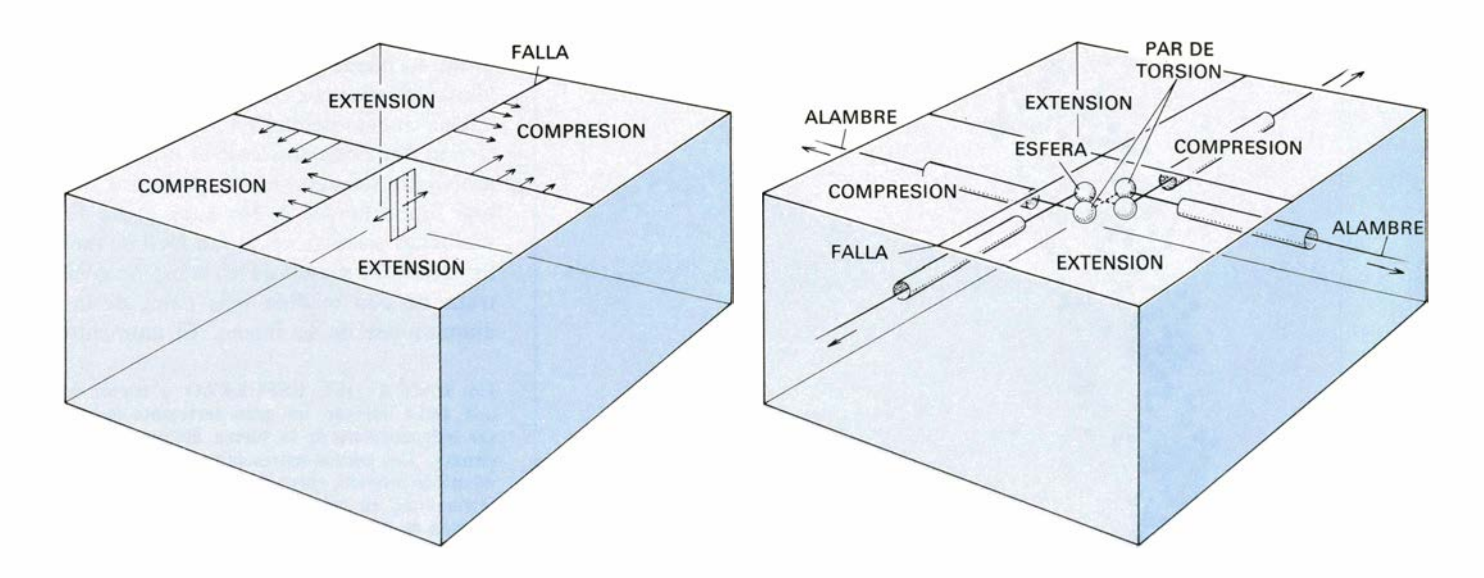
SISMOGRAMAS TIPICOS, registrados por distintos instrumentos en el mismo lugar, durante el mismo terremoto, pueden ser muy diferentes. Los dos grupos de curvas de la parte superior son registros obtenidos por un acelerógrafo y un medidor de desplazamiento tipo Carder instalados en El Centro, California; corresponden a un terremoto localizado en Borrego Mountain, a unos 60 kilómetros de distancia. Ambos instrumentos se pusieron en funcionamiento con la llegada de la onda inicial *P*, u onda de compresión del terremoto; la primera pulsación fuerte de cada registro es la onda *S*, u onda de cizalla, de velocidad menor, que llegó segundos más tarde. Las prominentes reverberaciones en el registro del medidor Carder son resonancias de las ondas sísmicas en la delgada cobertera de sedimentos del Imperial Valley. El par de curvas de la parte inferior son del registro hecho en La Paz (Bolivia) de la componente vertical de la onda inicial *P* del mismo terremoto, realizado por un sismógrafo de período corto y otro de período largo pertenecientes a la Red Mundial. Cuando las ondas sísmicas llegaron a La Paz, situada a la distancia de un quinto de circunferencia terrestre, las ondas *S* se registraron unos nueve minutos más tarde que las ondas *P*.

La zona de ruptura del terremoto de San Francisco, ocurrido en 1906 y con una magnitud de 8,3, tenía 15 kilómetros de profundidad y 400 kilómetros de longitud, mientras que la zona de ruptura que en 1971 produjo el terremoto de San Fernando (Los Angeles), de magnitud 6,5, tenía igualmente 15 kilómetros de profundidad, pero sólo 15 kilómetros de longitud. Las ondas sísmicas se propagan a unos cuatro kilómetros por segundo. Las ondas superficiales, con un período de 20 segundos, tienen, por tanto, una longitud de onda de unos 80 kilómetros. Estas ondas de 20 segundos podían haber proporcionado alguna información detallada sobre la fuente del terremoto de San Francisco, pero con este tipo de ondas la fuente del terremoto de San Fernando (de magnitud menor) hubiera resultado ser un punto. Del mismo modo, con una radiación sísmica cuyo período fuera de varios centenares de segundos, la propia fuente del terremoto de San Francisco nos hubiera parecido puntual.

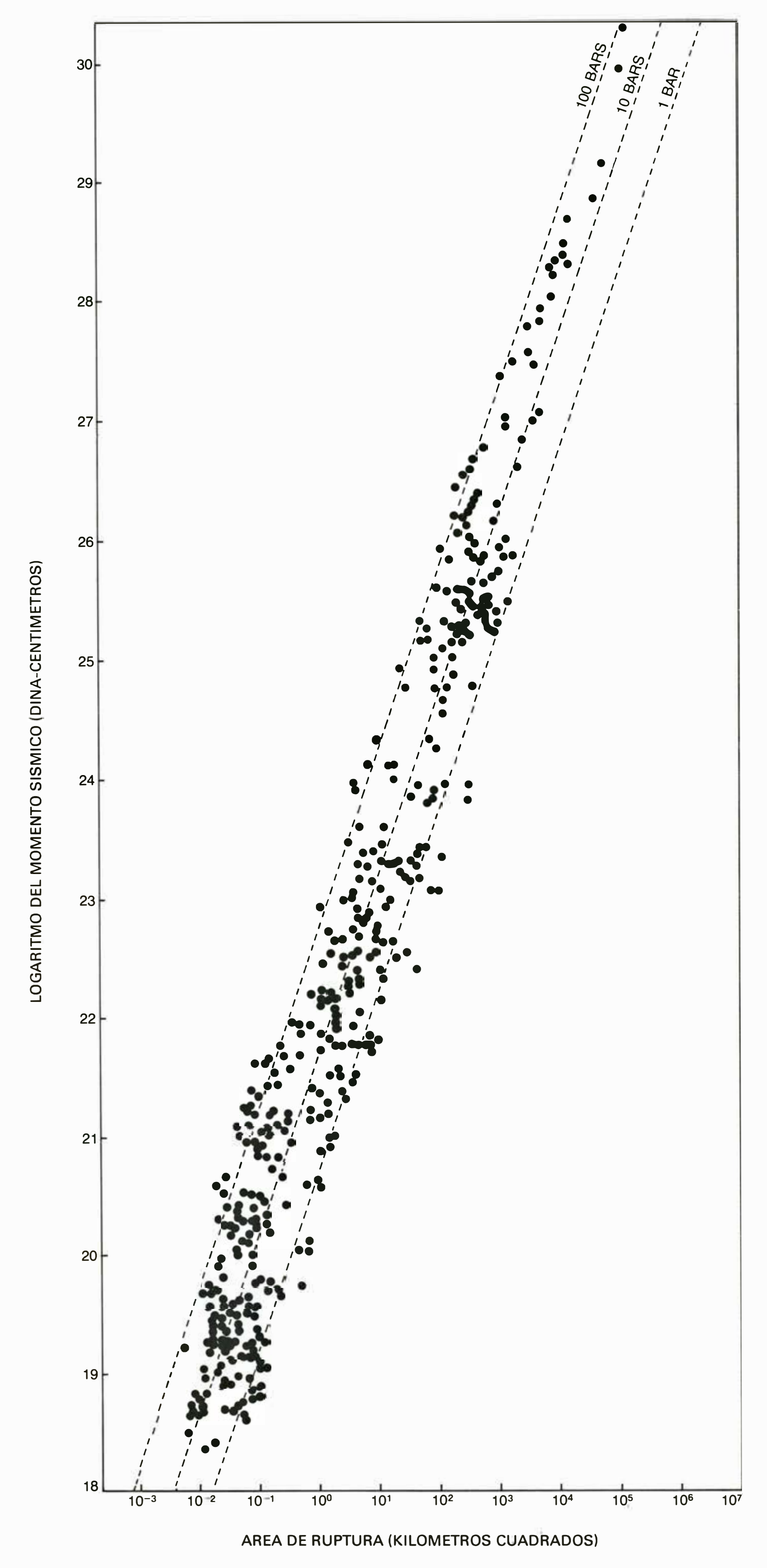
Obviamente, la falla no es ninguna fuente puntual. Conforme la ruptura se propaga sobre la superficie de falla, el punto a partir del cual se emite la radiación sísmica se traslada y hace que las ondas emitidas desde una parte de la fractura interfieran en forma destructiva con las ondas procedentes de otra porción de la misma. Cuanto más corto sea el período, más destructiva será la interferencia. El período en el cual empieza a hacerse notar por vez primera la inter-

SISMOGRAMAS
COMPRESION
EXTENSION
FALLA
EPICENTRO
TULBAGH
EXTENSION
CERES
COMPRESION

LA ORIENTACION DE UNA FALLA en profundidad puede determinarse a partir de la forma de compresión y extensión iniciales del suelo alrededor del epicentro de un terremoto. Las características de estas compresiones y extensiones se conserva en las ondas sísmicas radiadas por la fuente. En la ilustración, las porciones de sismogramas *(derecha)* ponen de manifiesto cómo la fase de las ondas sísmicas iniciales recibidas varió en relación con el azimut entre la fuente y la estación registradora. Si se dispusiera únicamente de esta información, la falla podría ser uno cualquiera de dos planos ortogonales: la falla verdadera *(color obscuro)* o un plano imaginario perpendicular a ella *(color claro)*. El trazado de la falla real puede determinarse a partir de la posición de las sacudidas posteriores al terremoto *(puntos)* que se encuentran sobre un solo plano.



MODELO DE LA FUENTE DE PAR DOBLE, matemáticamente equivalente al deslizamiento que se produce en una falla sísmica. Cuando ello ocurre en una falla pequeña *(izquierda)*, el material más cercano a la misma se mueve más *(flechas largas)* que el más alejado *(flechas cortas)*. Así pues, el material próximo a la falla se comprime y dilata. La misma disposición de la deformación puede obtenerse igualmente si se ejercen torsiones opuestas en dos pares de torsión inmersos en un medio elástico *(derecha)*. Un par de torsión puede simbolizarse mediante un par de esferas a las que va unido un alambre que pasa por el interior de un tubo, donde no hay fricción, hasta llegar al exterior del medio. Cuando se estira de los alambres con igual fuerza, el medio elástico se deforma de modo parecido a como lo hace el material que está próximo a una falla.



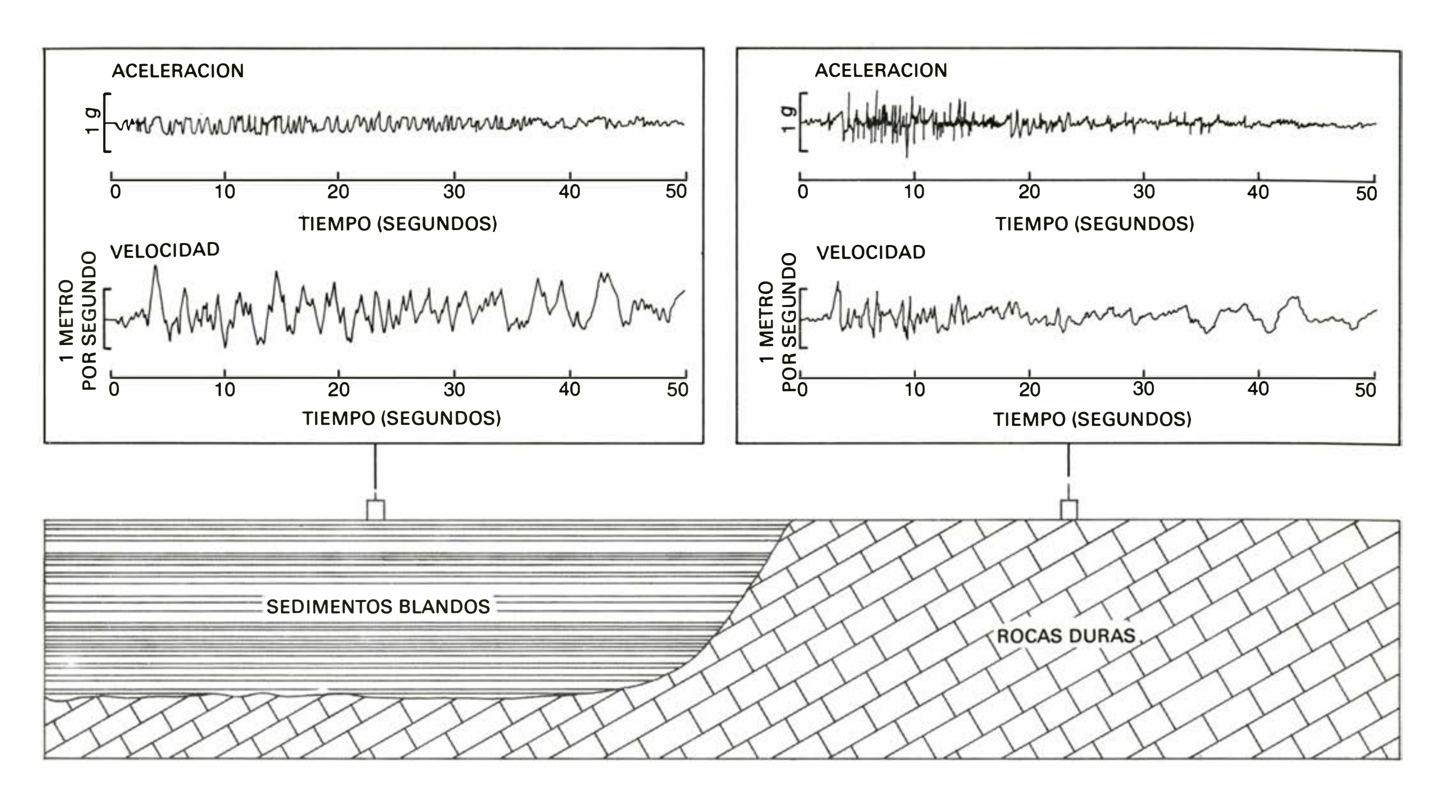
ferencia puede utilizarse para calcular las dimensiones de la falla. Por ejemplo, el período podría ser de unos seis segundos para una falla cuyas dimensiones fueran de 10 por 10 kilómetros, o de 60 segundos para otra de 100 por 100 kilómetros.

En el siglo XX se han observado unos 55 terremotos con ondas superficiales de magnitudes comprendidas entre 8,0 y 8,7; no se ha registrado ninguno cuya magnitud de la onda superficial fuera superior a 8,7. En realidad dos terremotos cuyas magnitudes se encuentren cerca del extremo superior de la escala pueden tener la misma magnitud para su onda de superficie o de volumen, a pesar de irradiar cantidades enormemente diferentes de energía sísmica. En otras palabras: para los grandes terremotos la escala de magnitud se satura.

La causa de esta saturación es fácilmente comprensible. Los mayores terremotos producen ruptura en fallas de centenares de kilómetros de longitud. Si la longitud de una falla es grande, una onda emitida desde el extremo más alejado de la fractura tarda más en llegar al sismógrafo que una onda que se emite desde la terminación más próxima del accidente. Puesto que la longitud de una onda de superficie puede ser mucho más corta que la longitud de una falla muy larga, la parte del tren de onda que se utiliza para medir la magnitud del terremoto se emitirá sólo a partir de una fracción de la superficie de falla, en vez de hacerlo a partir de la falla entera. Con ello tenemos que la fuerza de un terremoto parece menor de lo que realmente es; por tanto, la escala de magnitud no puede medir con precisión movimientos sísmicos muy grandes.

Una nueva medida de la fuerza de un terremoto, conocida con el nombre de momento sísmico, ha empezado a cobrar importancia desde hace poco. El momento sísmico no es tan fácil de medir como la magnitud sísmica, pero se trata de una medida más física de las dimensiones de la fuente. El momento

LA CAIDA DEL ESFUERZO a través de una falla durante un gran terremoto parece ser independiente de la fuerza del movimiento sísmico. Los puntos representan mediciones del momento sísmico, obtenidas a partir de muchos terremotos, en relación a las dimensiones de la zona de ruptura, dada en kilómetros cuadrados. La caída del esfuerzo se deduce de las mediciones. Se indican las líneas con caída de esfuerzo constante. La dispersión de las mediciones en los terremotos pequeños puede obedecer, en parte, a errores experimentales. Un bar es una unidad de presión que resulta equivalente a 10^6 dinas por centímetro cuadrado; a su vez, una dina es la unidad de fuerza que imprime a la masa de un gramo la aceleración de un centímetro por segundo al cuadrado.



LA GEOLOGIA LOCAL afecta el movimiento del suelo cerca de la estación receptora. Las ondas que se propagan desde el hipocentro hasta la superficie terrestre aminoran su velocidad cuando encuentran las rocas deformables cercanas a la superficie y, en general, su amplitud aumenta de forma parecida a la amplitud de una ola marina cuando se aproxima a la costa. Sin embargo, cuando unos sedimentos blandos sufren sacudidas fuertes, la amplitud del movimiento puede reducirse realmente. Los sismogramas de la derecha son registros hipotéticos de la aceleración y velocidad del suelo de una zona bajo la cual existen rocas duras. Los sismogramas correspondientes a una zona cercana en la que existen sedimentos *(izquierda)* indican que el suelo se mueve más aprisa, pero la amplitud de su aceleración es menor. La aceleración se da en *g*.

sísmico se determina mediante el análisis de Fourier de ondas sísmicas de período tan largo que los detalles de la ruptura se disipan y toda la falla aparece entonces como una fuente puntual. (Los períodos para los cuales se determina el momento sísmico aumentan con las dimensiones de la falla.) Si se "considera" la falla a partir de estas ondas de período tan largo, el movimiento desde el estado de no ruptura al de ruptura resulta ser instantáneo. Las características reales de la radiación sísmica emitida por la ruptura instantánea son matemáticamente equivalentes a las características teóricas de la radiación emitida por un modelo consistente en dos hipotéticos pares de torsión, inmersos en un medio elástico que no ha sufrido ruptura.

Podemos imaginarnos cada uno de los dos pares de torsión como un par de esferas pequeñas, unidas cada una de ellas a un alambre delgado. Se estiran los alambres con igual fuerza, de suerte que un par de esferas gire en una dirección mientras que el otro par lo haga en la dirección contraria. La magnitud de la fuerza de rotación –el par de torsión– ejercida por cada par de esferas sobre el medio elástico es el momento. Sin embargo, puesto que los dos pares de torsión giran en direcciones opuestas, el medio no se ve afectado por ningún par de torsión real. De todos modos, los dos pares de torsión deforman el medio radiando ondas elásticas con una característica particular: una característica que es idéntica a la que presenta una fuente sísmica al radiar ondas. A partir de este modelo se puede calcular el momento de la radiación sísmica emitida por un terremoto. El modelo ha recibido el nombre de modelo de la fuente de par doble.

El momento sísmico mide la energía sísmica emitida por toda la falla y no sólo por una parte de ella; nos hallamos, pues, ante una medida fundamental de la magnitud de un terremoto. Hiroo Kanamori, del Cal Tech, ha ideado una nueva escala de magnitud basada en el momento sísmico. La nueva escala amplía la escala clásica de Richter, de modo que pueda medir con precisión los terremotos más intensos sin que se llegue al límite de sus posibilidades. Por ejemplo, tanto el terremoto de San Francisco, de 1906, como el de Alaska, de 1964, tuvieron una onda superficial de magnitud 8,3, pero el momento sísmico de este último fue 100 veces superior al del primero. En la escala de Kanamori, la magnitud del terremoto de San Francisco se rebajó hasta 7,9 y la del de Alaska se aumentó hasta 9,2. El movimiento sísmico más intenso registrado hasta la fecha ha sido el de Chile (1960), con una magnitud de la onda de superficie de 8,3 y un momento sísmico de magnitud 9,5.

El momento sísmico es más que una escala adecuada según la cual clasificar los terremotos en función de su magnitud. En 1966, Keiiti Aki, del Instituto de Tecnología de Massachusetts, demostró que el momento sísmico era igual al producto de tres factores: el movimiento medio de la falla, el área de ruptura y la rigidez del material fracturado. Así pues, si se dispone de mediciones independientes de la superficie de ruptura y de la rigidez del material, se puede determinar el movimiento medio de la falla. Para una fractura determinada, la correlación entre este último valor y la fuerza media del terremoto resultante proporciona criterios útiles para proyectar estructuras como autopistas y tuberías que deben cruzar zonas de falla activas.

El valor del movimiento total acumulado después de haber tenido lugar varios terremotos a lo largo de un período de tiempo permite estimar igualmente la velocidad a la que se mueven diferencialmente entre sí las placas tectónicas que limitan la falla. Comparando esta velocidad con la velocidad computada a partir de datos geológicos, magnéticos y geodésicos independientes

podemos determinar qué parte del movimiento relativo de las placas da lugar a terremotos y qué parte produce "creep" asísmico. Parece que en algunas zonas, como por ejemplo en Chile, todo el movimiento entre las placas se realiza por deslizamientos producidos por los terremotos y que en otras regiones, como el arco de las islas Marianas en el Pacífico occidental, es debido a un "creep" constante que opera durante largos períodos de tiempo.

El momento sísmico y las dimensiones de la falla proporcionan también información acerca del valor del esfuerzo que se libera, a través de la falla, durante el terremoto. La disminución del valor del esfuerzo está sólo débilmente ligada a la magnitud del terremoto. La mayoría de las mediciones realizadas durante grandes movimientos sísmicos indican que la caída del esfuerzo se sitúa entre 10 y 100 bars.

El esfuerzo absoluto, o total, ejercido sobre el material fracturado podría ser considerablemente más elevado, pero las ondas sísmicas radiadas están condicionadas únicamente por la variación de la tensión o esfuerzo a través de la falla y no por el esfuerzo absoluto. Una cuestión muy debatida es por qué la caída del esfuerzo debería ser esencialmente constante para terremotos que se encuentren dentro de un intervalo de magnitud tan grande. La explicación reside probablemente en las propiedades físicas de los materiales existentes en la zona de falla y en las fuerzas que accionan las placas litosféricas.

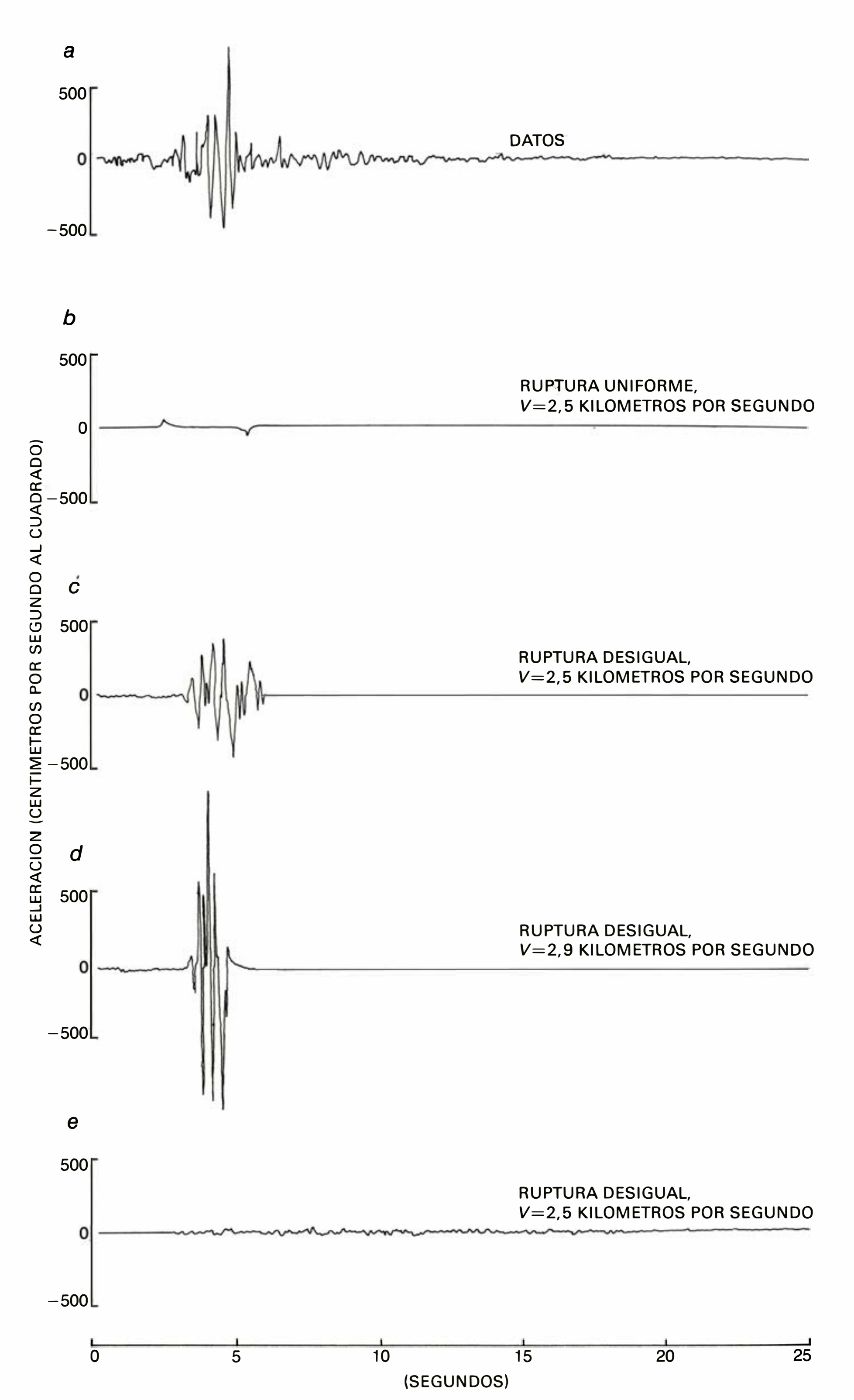
Las propiedades de las fuentes sísmicas que han sido objeto de discusión hasta aquí se han deducido a partir de sismogramas realizados en estaciones alejadas de la fuente. Sin embargo, las observaciones registradas a distancia rara vez permiten resolver con detalle la estructura de la fuente. Ultimamente, los sismólogos han multiplicado sus esfuerzos para llegar a la comprensión de los intrincados efectos implicados en la propagación de la ruptura a lo largo de la falla y la distorsión de la radiación sísmica producida por heterogeneidades geológicas cercanas a la fractura. Esta comprensión se hace esencial si se quieren proyectar estructuras que resistan las sacudidas del suelo.

Las estructuras construidas por el hombre se muestran particularmente sensibles a los terremotos, debido a que las ondas sísmicas tienen frecuencias que coinciden con las frecuencias de resonancia de las estructuras (que pueden variar entre una décima de hertzio pa-

ra grandes estructuras, como el Empire State Building neoyorquino, hasta 30 hertzios, o incluso más, para estructuras menores, tales como los sistemas de conducciones de una planta industrial) y porque los mayores movimientos del suelo suelen producirse en el plano horizontal. Todos los edificios son, de por sí, capaces de soportar fuerzas verticales grandes (por lo menos de 1 *g*, o fuerza ejercida sobre ellos por la gravedad terrestre), pero hay que tomar precauciones especiales en las zonas sísmicas para asegurar una resistencia adecuada ante fuerzas horizontales elevadas.

En general, los movimientos del suelo más destructores tienen unas longitudes de onda menores que las dimensiones de la falla sísmica. Por tanto, los movimientos del suelo están fuertemente influidos por las características particulares del proceso de ruptura, tales como la velocidad de propagación de esta ruptura en la superficie de falla, la fuerza de fricción de esta última y la caída del esfuerzo a través de la misma. Las heterogeneidades geológicas existentes en el trayecto recorrido por las ondas sísmicas pueden afectar igualmente a la amplitud y la frecuencia de las mismas, de forma que el sismograma registrado en dos estaciones cercanas entre sí puede presentar diferencias significativas. En el pasado, los sismólogos gozaron raramente de la suerte de que sus sismógrafos se encontraran cerca de la fuente de un terremoto importante (y que, además, estuvieran bien distribuidos); los pocos que se hallaban próximos a la falla recibieron casi siempre unas sacudidas tan violentas que el estilete marcador salió despedido fuera del papel de registro. En consecuencia, las ondas sísmicas de período corto no se conocen con la misma perfección que las de período largo.

En los últimos años se han diseñado varios tipos de instrumentos de coste poco elevado, susceptibles de resistir fuertes sacudidas y con amplificación pequeña, que se han instalado en gran número en las proximidades de muchas fallas sísmicas. El instrumento de uso más generalizado es el acelerógrafo, que mide la aceleración de las sacudidas del suelo. En la actualidad, existen más de 1200 acelerógrafos instalados solamente en California. A pesar de disponer de todos esos instrumentos en funcionamiento no sabemos gran cosa del movimiento del suelo en una zona cercana a la falla durante un terremoto violento. Hasta ahora, sólo se han obtenido dos registros útiles de terremotos de magnitud 7,0, o mayor, situados dentro de un perí-



ACELEROGRAMAS SINTETICOS construidos mediante ordenador por el autor y William B. Joyner, del U. S. Geological Survey, para determinar experimentalmente cómo un terremoto generaba sacudidas observadas en el suelo. En la parte superior puede verse un acelerograma verdadero (*a*). Si el terremoto fuera producido por una ruptura uniforme de la falla, propagándose hacia la estación sísmica teórica, su acelerograma consistiría en unos pocos picos simples y aislados correspondientes a la radiación emitida cuando la ruptura se inició y terminó (*b*). Los picos son pequeños porque se trabajó de forma que la ruptura tuviera una aceleración y desaceleración graduales en las terminaciones de la falla. No obstante, los datos reales muestran generalmente unas sacudidas más continuas. Para simular estas sacudidas, se añadieron fluctuaciones aleatorias al valor del movimiento de la falla. La curva teórica resultante se parecía más a los datos reales (*c*). A continuación, el autor dejó que la ruptura se propagara hacia el acelerógrafo teórico a una velocidad cercana a la velocidad que las ondas sísmicas tienen en el material circundante. La radiación sísmica procedente de la falla llegó entonces en forma de pico muy bien marcado (*d*). Sin embargo, cuando la ruptura se propagó en dirección opuesta al acelerógrafo teórico, la radiación sísmica registrada se extendió de acuerdo con un intervalo de tiempo más largo, al tiempo que se redujo su amplitud (*e*).

metro de 40 kilómetros respecto a la falla, y uno de ellos ocurrió en la Unión Soviética. En gran parte, esta falta de datos se debe a que no se han registrado grandes terremotos en los Estados Unidos durante los cuatro o cinco años transcurridos desde que se instalaron la mayoría de los acelerógrafos.

Las mediciones que ya existen han constituido la fuente de información principal para calcular la fuerza de los movimientos del suelo. Los escasos registros realizados cerca de las fallas han tenido una influencia desproporcionada sobre los proyectos de ingeniería sísmica, a pesar de que estos datos pueden no ser realmente representativos de los movimientos que ocurran en la vecindad de los terremotos futuros. Tal como cabía esperar, los contados registros efectuados cerca del sismo han sido examinados con gran atención. Por ejemplo, un acelerógrafo situado en un contrafuerte rocoso cerca de la presa de Pacoima, en California, registró durante el terremoto de San Fernando una aceleración máxima de casi 1,5 *g*, que es el valor mayor jamás registrado cerca de un sismo. Este registro se obtuvo en una región accidentada por montañas y acantilados excepcionalmente abruptos. Las simulaciones numéricas realizadas sobre la propagación de ondas sísmicas sugieren que la topografía puede haber amplificado la aceleración del suelo hasta valores del 50 por ciento con respecto a los movimientos que serían de esperar si el terreno fuera llano.

A distancias superiores a los 10 o 20 kilómetros de la falla, existen un buen número de registros de terremotos de magnitud inferior a 7,0. Conviene estudiar la aceleración máxima del suelo, expresada en términos referidos a la aceleración de la gravedad en la superficie terrestre *(g)*, que puede medirse directamente a partir de los registros de los acelerógrafos. La aceleración máxima esperada es muy usada por los ingenieros para precisar el movimiento del suelo que una estructura debería ser capaz de soportar. La aceleración máxima del suelo disminuye al aumentar la distancia a la falla, debido a que las ondas sísmicas se extienden a medida que se alejan de la fuente y a que su energía se atenúa a causa de la ligera inestabilidad de las rocas a través de las cuales se propagan. Cuando la distancia a la falla está comprendida entre los 20 y los 200 kilómetros, la aceleración máxima disminuye aproximadamente en razón inversa al cuadrado de la distancia a la fractura.

Los datos obtenidos a distancias de 20 o más kilómetros de la falla implican que la aceleración máxima del suelo se correlaciona con la magnitud del terremoto. Sin embargo, contrariamente a lo que cabría esperar de la definición de magnitud, los terremotos que difieren en una unidad en cuanto a este último valor se refiere no generan aceleraciones máximas que se diferencien según un factor de 10. Además, los pocos datos disponibles obtenidos a unos 10 kilómetros de la falla indican que, en las zonas muy próximas a un terremoto, la aceleración máxima no se puede correlacionar en absoluto con la magnitud. Por ejemplo, un acelerógrafo situado cerca de una falla próxima a Oroville (California) registró una aceleración máxima de 0,6 *g* durante un terremoto de magnitud 3,4, si bien otro instrumento cercano a una falla en el Imperial Valley (California) registró una aceleración máxima de sólo 0,4 *g* durante un movimiento sísmico de magnitud 7,1.

La falta de correlación entre la aceleración máxima y la magnitud es fácilmente comprensible. Las ondas sísmicas medidas por los acelerógrafos tienen una frecuencia dominante de alrededor de cuatro hertzios, mucho más elevada que la frecuencia en que se mide la magnitud del terremoto. En todos los movimientos sísmicos, excepto los más pequeños, las ondas con una frecuencia de cuatro hertzios tienen una longitud de onda mucho más corta que las dimensiones de la falla. Así pues, la aceleración máxima no es una buena medida de la fuerza de los grandes terremotos y, por idéntica razón, la magnitud tampoco lo es. Probablemente, la duración del movimiento del suelo se puede correlacionar mucho mejor con la fuerza sísmica.

La sismología de los movimientos intensos es una disciplina nueva, que presenta numerosas incógnitas. En el futuro, los datos que se obtengan de los acelerógrafos y otros instrumentos cercanos a las fallas deberán proporcionar información sobre las complejidades de las fuentes sísmicas y de los movimientos del suelo que éstas generan. Los modelos teóricos de la fuente y los simulados con ordenadores también deberán mejorar. La información de este tipo aportará una ayuda inmediata a los ingenieros que proyectan grandes estructuras. Sin embargo, hasta que se disponga de esta información, los arquitectos e ingenieros deberán seguir proyectando sus construcciones basándose en los escasos datos que existen realmente, en algunos principios de escala, simples y teóricos, y en una serie de suposiciones altamente tecnificadas. Los sismólogos que estudian modelos de los movimientos intensos del suelo cercanos a las fallas empiezan a darse cuenta de que muchos de los problemas con que se enfrentan tienen un carácter esencialmente estadístico. Durante muchos años, los ingenieros proyectistas de grandes estructuras en las zonas sísmicas han considerado los acelerógramas de movimientos de período corto como instrumentos registradores de ruido distribuido al azar. Basándose en ello, han ideado muchas maneras de generar series aleatorias de movimientos de período corto, muy parecidas a las que registran los acelerógrafos. Las series aleatorias se han generado de suerte que satisficieran determinadas restricciones derivadas de los datos existentes, pero apenas si se ha tenido en cuenta la física de la fuente sísmica. Este enfoque ingenieril, es, ciertamente, una primera aproximación razonable sobre la que se puede basar el proyecto de un edificio, aunque resulta de escaso valor si lo que queremos es determinar qué ocurre realmente en el subsuelo.

Por otra parte, los sismólogos han intentado predecir el movimiento del suelo producido por los sismos, únicamente basándose en modelos deterministas. En esos modelos, las fuentes sísmicas se han considerado idealmente como si fueran simples fallas, que afectan a estructuras geológicas simuladas por tortas estratificadas. Los modelos deterministas de este tipo han tenido un relativo éxito al predecir solamente las componentes de período largo de los movimientos del suelo.

Es evidente que ha llegado el momento de combinar el punto de vista estadístico del ingeniero con el determinista del sismólogo. Algunos sismólogos buscan hoy ese tipo de síntesis. Sin embargo, las predicciones de los movimientos del suelo serán adecuadas en la medida en que lo sean las distribuciones estadísticas incorporadas al modelo y el conocimiento físico de la fuente sísmica: es decir, las propiedades de la superficie de falla y las de las rocas y suelo que rodean a esta última. Para disponer de tal información, debemos, además de estudiar los registros existentes de los movimientos intensos, explorar también otros campos, como el de la mecánica de rocas y de suelos. Es de prever un futuro apasionante en el que los recursos y los conocimientos de distintas disciplinas, desde la sismología clásica a la ingeniería del suelo, se alíen para obtener una mejor comprensión de la naturaleza de los terremotos y reducir los riesgos que de ellos se derivan.

Ciencia y sociedad

Nobel de Química 1977

Para muchos, la Academia Sueca de Ciencias ha galardonado con el premio Nobel de química treinta años de trabajo en física. Y lo cierto es que la obra del profesor Prigogine –publicada en más de trescientas comunicaciones y nueve libros monográficos– ha significado el desarrollo de un nuevo dominio dentro de la física: "La teoría de los procesos irreversibles" en su doble aspecto microscópico (mecánica estadística) y macroscópico (termodinámica). Prigogine es el alma de una ciencia nueva con todo lo que ello lleva consigo: nuevos instrumentos de trabajo, un nuevo lenguaje y, lo que es más importante, una nueva filosofía científica donde azar y determinismo colaboran en lugar de oponerse. La aportación de Prigogine no es, pues, un descubrimiento brillante y trascendente pero puntual y aislado, sino el producto de un largo trabajo que ha creado escuela y cuyo auténtico valor reside en el potencial científico futuro. La intensidad de este potencial está garantizada por la gran cantidad de literatura que hoy se produce a la luz de las nuevas teorías en los dominios más insospechados: física, química, biología, economía, filosofía, urbanismo, sociología, dinámica de poblaciones ... La biología ha sido la gran inspiradora de las nuevas ideas y la ciencia en la que se esperan los resultados más prometedores. Sin embargo, es precisamente en química donde, hasta ahora, las aplicaciones han llegado más lejos, debido en buena parte a la herencia que Prigogine recibiera de su profesor Théophile De Donder (1873-1957) y de su antecesor en la cátedra de química-física de la Universidad Libre de Bruselas, el profesor Timmermans (1882-1971). Ello justifica, si se quiere, la titulación del galardón. Actualmente dependen directamente del doctor Prigogine unos ochenta científicos de todas las formaciones y niveles en su cátedra de Bruselas, en los Institutos Solvay y en el Centro de mecánica estadística de la Universidad de Austin (Texas), que dirige desde 1951, 1959 y 1967, respectivamente. La llamada escuela de Bruselas tiene, pues, un gran interés en la venta de sus ideas, en el mejor de los sentidos de la palabra. Se ha conseguido algo muy difícil como es el reunir a científicos procedentes de campos tradicionalmente incomunicados, precisamente en una época caracterizada por la diversidad y la especialización. El debilitamiento de estas absurdas fronteras promociona los dominios interdisciplinarios y beneficia un bello objetivo común, la comprensión de la Naturaleza.

¿Qué ideas, leyes o lenguajes son capaces de atraer de repente la atención de investigadores tan dispares? Los protagonistas de la nueva ciencia son nada menos que los conceptos de tiempo y de estructura, o si se quiere, la evolución y la adquisición de orden. Se trata en definitiva de una teoría del cambio con una especial preocupación por los problemas de autoorganización. Nadie merece hoy el desafío de encontrar una sola ciencia ortogonal a esta problemática.

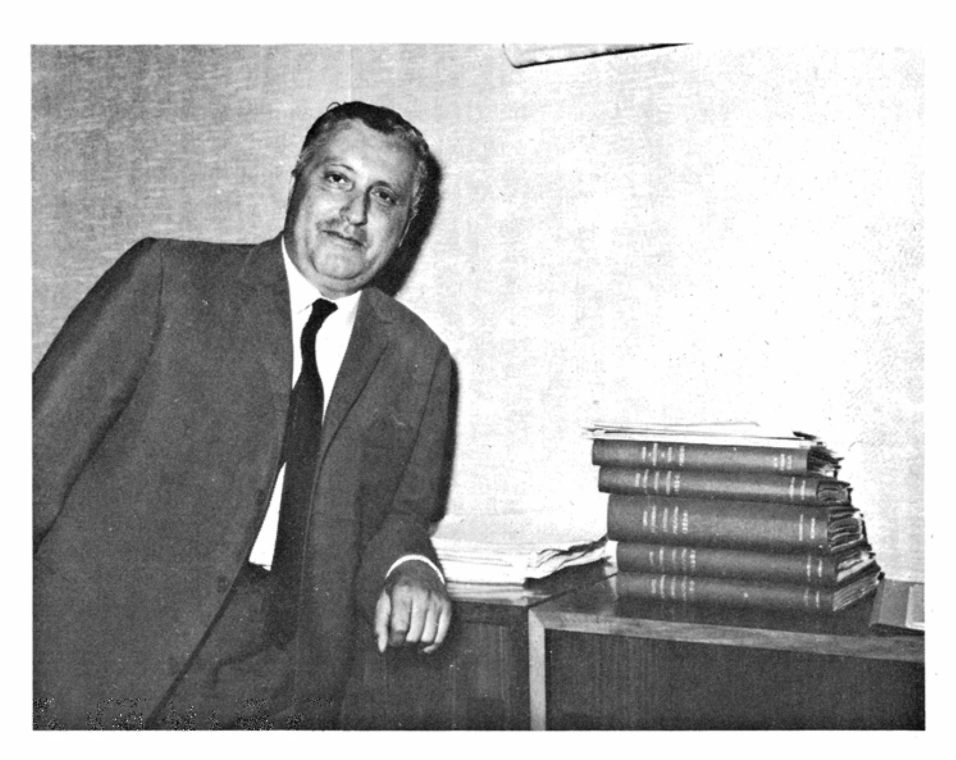
Ya en su tesis doctoral, publicada en 1947, expresa Ilya Prigogine (nacido en Moscú el año 1917) el germen de su idea fundamental. Las desviaciones del equilibrio termodinámico pueden representar una fuente de orden. Esta idea en el contexto de la obra de De Donder y de Onsager culmina con la formulación del célebre teorema de la mínima producción de entropía. Este teorema constituye un criterio de evolución para sistemas abiertos hacia estados estacionarios no lejanos del equilibrio. Su aplicabilidad se restringe a la llamada zona lineal de la termodinámica de los procesos irreversibles. La separación de masas en el efecto Knudsen es quizás el caso más citado de organización en esta primera fase. El punto de partida de los primeros trabajos consistió en la consideración de sistemas abiertos (que intercambian masa y energía con su ambiente), de situaciones de no-equilibrio y en una especial atención hacia las descripciones temporales de los procesos. Todo ello está en claro contraste con la termodinámica clásica, que era una ciencia de equilibrio, de sistemas aislados y de estados finales. Lo que hoy quizá sorprenda es que la continuación lógica de la termodinámica clásica no surgiera mucho antes. Y resulta sorprendente porque el estado de equilibrio se nos antoja hoy como un estado raro, poco frecuente y casi anecdótico. En biología, por ejemplo, equilibrio es sinónimo de muerte. La vida huye del equilibrio buscando estabilidad en estados estacionarios de no–equilibrio; para ello es necesario un flujo continuo de materia y energía con el ambiente, es necesaria una ciencia de sistemas abiertos. El primer paso, la termodinámica lineal, es una tímida extensión de la teoría del equilibrio donde la producción de entropía se anula. El teorema de la mínima producción de entropía es, en cierto sentido, un principio de similitud y de contacto entre sistemas de equilibrio y de no-equilibrio.

Pronto apareció, sin embargo, la posibilidad de un orden más potente para situaciones muy alejadas del equilibrio, más allá del dominio lineal. En estos casos pueden surgir nuevos mecanismos de disipación que dan lugar a nuevas organizaciones espacio-temporales y a un nuevo orden funcional. Se introducen así los conceptos de "estructura disipativa" y de "orden por fluctuaciones" (1967) en cuyo estudio, publicado a partir de 1954, colabora notablemente el profesor Glansdorff. La idea fundamental es que lejos del equilibrio el comportamiento de los sistemas deja de ser extrapolable o deducible de aquél, es decir, deja de ser una prolongación sencilla. Aparecen discontinuidades y nuevos estados de la materia: las estructuras disipativas. Este nuevo concepto relaciona tres elementos esenciales: *(a)* función o actividad elemental (ecuaciones químicas, de dinámica de poblaciones...); *(b)* estructura u organización de dicha función en el espacio y el tiempo (formación de una onda química...), y *(c)* fluctuaciones o conjunto de sucesos elementales que suponen una separación estadística de la media y que en una zona de inestabilidad pueden amplificarse y arrastrar el sistema a nuevos estados. He aquí la coexistencia entre azar y determinismo. Las fluctuaciones (ingrediente indeterminista) escogen una estructura entre varias posibles y permanecen luego cierto tiempo en ella (elemento determinista). Prigogine gusta de repetir que la realidad de la Naturaleza no está en la "necesidad" de los clásicos ni en el "azar" de Monod, sino en una sabia combinación de ambos conceptos.

Son muchas las perspectivas abiertas por este nuevo concepto de orden, sobre todo en lo que se refiere a la comprensión de los fenómenos de autoorganización. Experiencias de índole muy diversa han encontrado una buena explicación

en este sentido. En hidrodinámica tenemos el caso de la convección de Bénard: Una masa fluida sometida a un campo gravitatorio y a un gradiente térmico presenta, superado un umbral crítico de disipación, una curiosa estructura en forma de panal de celdas hexagonales. En química: la reacción de Zhabotinsky. Se trata de uno de los casos más espectaculares de autoorganización molecular y perfectamente reproducible en un laboratorio convencional. Una mezcla homogénea de ciertos compuestos presenta, bajo unas condiciones mínimas de disipación, oscilaciones temporales espontáneas que pueden visualizarse mediante un indicador redox como la ferroína para detectar la presencia de los excesos de iones Ce^{+3} (rojo) y Ce^{+4} (azul). Dichas oscilaciones derivan hacia una perfecta estructura espacial formada por estratos horizontales alternativamente rojos y azules. La estructura es estable, por lo que puede subsistir indefinidamente si el sistema es abierto. En física: el rayo láser. Haken ha demostrado recientemente su carácter de estructura disipativa o de efecto cooperativo, para seguir la nomenclatura del físico alemán. En biología existen diversas reacciones autocatalíticas del metabolismo, como la glicolisis, que presentan oscilaciones espaciales y temporales. Hess, Boiteux, Golbeter y otros han hecho estudios teóricos y experimentales a muchos niveles. En medicina: el cáncer. El profesor Lefever, en combinación con el hospital Necker de París, ha llegado a interesantes convergencias con respecto a los umbrales críticos que separan los estados de desarrollo celular llamados de micro y macrocáncer. Poco a poco siguen incorporándose casos a la lista. Problemas de mayor trascendencia y tan viejos como la inteligencia –el origen de la vida y la evolución– confían también en encontrar un nuevo camino de estudio con el orden por fluctuaciones. Se insiste, por ejemplo, en la necesidad de conseguir una serie de moléculas de complejidad creciente a través de un juego de interacciones autocatalíticas. En este sentido, ya existen trabajos pioneros que abren la posibilidad de que cadenas de series de inestabilidades pueden ser las precursoras de la vida y la esencia de las mutaciones.

Menos conocida, pero también muy intensa, ha sido la actividad del doctor Prigogine en mecánica estadística. En 1953, publica con Klein un estudio sobre la interacción de partículas en un sólido armónico. Se trata de demostrar la posibilidad de que una teoría puramente mecánica sea capaz de explicar los procesos irreversibles, independientemente de supuestos estocásticos. Este trabajo fue el principio de la dinámica de correlaciones para grandes sistemas, que culminó con la formulación de una ecuación maestra para la función distribución (1959). En ello intervino un nutrido grupo de colaboradores (Balescu, Brout, Henin, Resibois...). A partir de 1972 y con la continua incorporación de investigadores (George, Grecos, Nicolis, Shieve) se han introducido y desarrollado nuevos conceptos como la subdinámica y la dinámica causal.



El profesor Ilya Prigogine, premio Nobel de Química

Prigogine es un científico mimado por la sociedad que le había galardonado ya en nueve ocasiones con premios o medallas en Bélgica, Alemania y Gran Bretaña. Es miembro de trece Academias y sociedades científicas en Bélgica, Estados Unidos, Rumanía, Suecia, Alemania, Austria y Polonia. Es doctor "honoris causa" por las Universidades de Newcastle, Poitiers, Chicago y Bordeaux. Pienso que su característica más sorprendente –sorprendente por su rareza entre los científicos actuales– es el optimismo que irradia con respecto a la sociedad y a su futuro. Piensa, por ejemplo, que el problema de la energía lo resolverá la fusión termonuclear antes de treinta años y que, cuando ese momento llegue, el poder del hombre podrá invertir la flecha de la evolución del planeta hasta el punto de que nuestra civilización recuperará la fauna y la flora que antaño adornara nuestros hoy inhóspitos desiertos. No hay duda de que Prigogine y su escuela han irrumpido con fuerza y brillantez en la comunidad científica. El Nobel no ha premiado historia sino futuro. Tiempo al tiempo. (J. W.)

En defensa del consumidor

En 1975 los estadounidenses compraron casi 127 millones de artefactos domésticos principales, cuyo valor al detalle fue de más de 14.500 millones de dólares. Pocos compradores poseían información abundante que les permitiese comparar los de distintas marcas con sensatez, especialmente si les interesaba la duración del artefacto y su costo de vida útil (la suma de lo que gastaría en comprarlo, conservarlo y pagar la energía que requeriría). A principios de 1978 la situación es más o menos la misma. (El ejemplo americano puede trasplantarse a cualquier país de Occidente.)

Pero está por recibir una ayuda. En parte, a consecuencia del "movimiento de defensa del consumidor" de estos últimos años y, en parte, a causa de la creciente preocupación por el uso eficiente de la energía, el Congreso de los Estados Unidos ha aprobado leyes que exigen a diversos organismos federales establecer ciertas normas para el funcionamiento de artefactos principales. A raíz de esos trabajos se creará un sistema normalizado de rotulación de ciertos artefactos que expondrá, en el lugar de venta, una medida de la energía que el artefacto requiere para su uso normal y la eficiencia con que se usa esa energía. Así, el com-

prador podrá percatarse, comparando rótulos, de que el aparato con un menor precio de venta quizá no sea el más barato a la larga por su gran consumo de energía o su escaso rendimiento.

La energía necesaria para el funcionamiento de un artefacto doméstico puede considerarse de dos maneras: el contenido de energía primaria del combustible (petróleo, hulla o gas natural) y el contenido energético del combustible refinado (o electricidad) entregado a un hogar. Un administrador de energía puede hacer su contabilidad basándose en la medición primaria; el dueño de casa paga su cuenta según la medida del uso final. Respecto de determinado artefacto, las dos cifras pueden variar considerablemente. La mayoría de los artefactos funcionan con electricidad, que se genera por combustión del combustible en una central eléctrica. Desde el punto de vista de la energía primaria, un artefacto con electricidad es menos eficiente que quemar directamente el combustible. Pero desde el punto de vista del uso final, esta ineficiencia queda parcialmente oculta, porque la electricidad se cobra a razón de los kilovatios-hora entregados y no de la energía primaria necesaria para producir esos kilovatios.

Un fruto del empeño por dar más información al comprador sobre el rendimiento que puede esperar de un artefacto es la rotulación de los climatizadores (aparatos de aire acondicionado) en función de su eficiencia. Un climatizador lleva, en el lugar de venta al público, un rótulo que especifica la eficiencia del modelo y la gama de eficiencias que pueden esperarse de otros modelos con igual capacidad de enfriamiento. La especificación, denominada razón de eficiencia energética (o EER, según aparece bien destacada en el rótulo), es la cantidad de energía calórica (en B.t.u, siendo 1 B.t.u igual a 1,055 kilojulios) extraída del aire por hora, dividida por la potencia eléctrica (en vatios) consumida por la máquina.

Una medida equivalente del rendimiento es la energía calórica extraída del aire, dividida por la energía eléctrica necesaria para extraerla. A esta relación suele llamársele coeficiente de rendimiento; los ingenieros la emplean regularmente para caracterizar las bombas térmicas. El coeficiente de rendimiento de un climatizador de habitación es 0,293 multiplicado por la razón de eficiencia energética. Los valores típicos de EER oscilan entre siete y 10 B.t.u. por vatio-hora; el coeficiente de rendimiento correspondiente es de dos a tres julios por julio. (El hecho de que el coeficiente de rendimiento sea mayor que 1 indica que la máquina extrae de la habitación más energía calórica que la que recibe de la fuente de energía eléctrica. Un climatizador correctamente proyectado y accionado debería hacer eso, precisamente.)

Debido en parte a la atención que se ha enfocado sobre la eficiencia a consecuencia del programa de rotulación, los fabricantes han modificado el diseño de los climatizadores, a fin de incrementar la razón de eficiencia energética. El incremento tiene su precio. Una mayor eficiencia suele requerir superficies más extensas para intercambio de calor en el condensador o en el evaporador (o en ambos), y eso significa más metal. Otras maneras de ahorrar energía, tales como la instalación de un compresor más eficiente, también aumentan el costo de fabricación. El consumidor debe decidir (fundándose hoy en día en una información limitada) si recuperará o no el mayor precio de compra de la máquina más eficiente, mediante menores gastos en electricidad, a lo largo del tiempo de uso que prevé para la máquina.

Un artefacto doméstico que la mayoría de la gente da por establecido es el calentador de agua, aunque la energía necesaria para calentar agua es sólo menor que la energía necesaria para la ambiental. El calentador de agua funciona automáticamente durante años, y recibe escasa o ninguna atención, a menos que el óxido perfore el tanque y éste empiece a gotear. Al término de la vida útil del calentador, el costo del agua y de la energía que ha usado es mucho mayor que la cantidad gastada en comprarlo e instalarlo. ¿Puede mejorarse el diseño del calentador para hacerlo más eficiente?

Las partes principales de un calentador de agua típico, a gas, son un tanque cilíndrico (para el agua), un quemador y un escape o chimenea central (para extraer los gases calientes de la combustión del combustible). Para calcular cuál será el costo del agua caliente, el consumidor necesita conocer la eficiencia del proceso calefactor, es decir, qué fracción de la energía térmica de determinada cantidad del combustible es transferida al agua. En un típico calentador a gas moderno esa cifra es del 75 por ciento; el resto de la energía del combustible se pierde por la chimenea.

La eficiencia podría aumentarse tal vez a 85 por ciento mediante cambios de diseño factible ahora. (Aumentarán el costo del calentador.) Pero incluso con un dispositivo más eficiente, el consumidor no podría calcular con exactitud el costo del agua caliente a menos que tuviese una medida de la velocidad a la cual el agua caliente del tanque pierde energía a través de la camisa del tanque y hacia la atmósfera circundante y a través de la pared de la cámara de combustión hacia la chimenea. Un calentador moderno típico pierde 6 por ciento del calor acumulado en él por hora de esta manera, más 5 por mil perdido hacia el aire circundante a través de las paredes de los tubos de conexión.

La pérdida a través de las paredes puede disminuirse mediante más o mejor aislamiento dentro o fuera de la camisa del tanque y por aislamiento de los tubos. Seguiría perdiéndose calor a través de la pared de la chimenea. Esta pérdida podría disminuirse instalando un regulador de tiro que se cerrara al estar apagado el quemador principal. Pero entonces no habría manera de dar cabida a los gases de la llama del mechero auxiliar. Con el incentivo de disminuir la pérdida de calor del agua retenida, los fabricantes están experimentando con sucedáneos para la llama del mechero auxiliar (una idea es el encendido eléctrico) y dotando de mejor aislamiento al tanque. El mayor costo inicial de tales cambios se recuperaría presumiblemente al cabo de cierto tiempo por un menor consumo de combustible.

El refrigerador doméstico es otro candidato para perfeccionamiento. En 1973, el año más cercano sobre el cual se dispone de cifras completas, los refrigeradores consumían 20 por ciento de la electricidad suministrada a viviendas. Unos cambios de diseño que parecen son económicos, si se les considera a lo largo de la vida útil del artefacto, podrían disminuir alrededor de la mitad ese consumo energético. Entre ellos se cuenta un aislamiento más denso que el usado ahora, motor y compresor más eficientes, vuelta al deshielo manual y un interruptor para apagar el calentador de la puerta (para evaporar el agua condensada) cuando este dispositivo no se precise en tiempo poco húmedo.

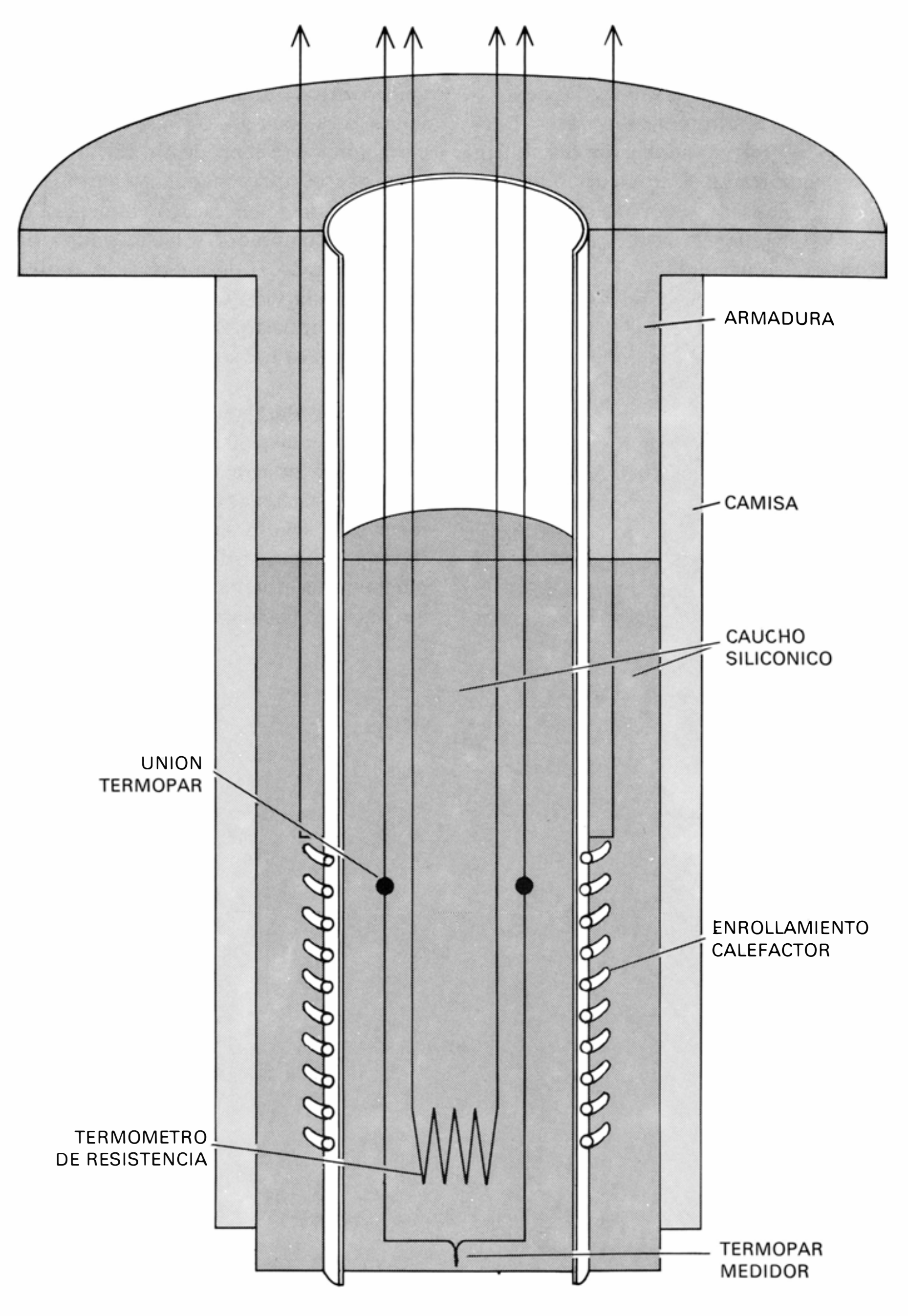
El secado de ropa lavada a máquina es otro proceso en que podría usarse con más eficiencia la energía. La tarea es en parte mecánica y en parte termodinámica. La parte termodinámica se realiza en la lavadora cuando, en la operación final, la máquina hace girar la colada, apretando la tela mojada contra la pared del recipiente agujereado y escurriendo el agua por fuerza centrífuga. La parte termodinámica se efectúa en el secador, en donde la colada húmeda gira en una corriente de aire caliente que convierte el agua caliente en vapor, el cual es arrastrado con la corriente de aire.

El proceso mecánico es con mucho el más eficiente de ambos en cuanto a transformar energía. Un rendimiento típico de secado en una lavadora durante su ciclo de centrifugación es de 30 gramos de agua por kilojulio de energía eléctrica. En un secador eléctrico el rendimiento típico es de 0,25 gramos por kilojulio.

La humedad de la ropa suele especificarse como porcentaje de la masa reseca de la ropa (entendiéndose que "reseca" significa una humedad de 1 por ciento o menos). La colada mojada, enjuagada y escurrida, pero sin centrifugar, tiene un contenido de agua de 150 por ciento; después de centrifugar es alrededor del 70 por ciento, y después del secado queda con un dos o un tres por ciento. Mucha gente cree que la colada está seca al tacto cuando su contenido de agua ha bajado al 6 por ciento. (Las pruebas sugieren que algunos secadores automáticos están regulados para secar aún más a fin de asegurar al usuario que la máquina está funcionando bien.)

Con las cifras antedichas se puede calcular el costo de secar una colada de 3 kilogramos hasta dejarla con 1 por ciento de humedad, suponiendo que la electricidad cueste un centavo de dólar por megajulio (3,6 centavos por kilovatio-hora). La lavadora centrifugadora estrujará 2,4 kilogramos de agua a un costo de 0,08 centavos. El aporte del secador será de dos kilogramos de agua extraída por ocho centavos.

Obviamente sería ventajoso lograr que la lavadora realizara una parte mayor del trabajo. Pero aumentar el rendimiento de la lavadora exigiría una mayor velocidad de rotación o un recipiente perforado de mayor diámetro. La velocidad de dicho recipiente viene limitada por razones de resistencia, vibración y quizá seguridad; el diámetro del recipiente, por su resistencia y por la anchura de las puertas por las que debe pasar la lavadora hasta llegar al lavadero.



Dedo artificial diseñado por el Bureau of Standards para comprobar la temperatura artificial de ciertos objetos

¿Qué hacer entonces con el secador? Aquí se topa uno con el tema, aún más importante, de cómo se usan (o no se usan) el calor y el vapor procedentes del secador. A menudo el aire caliente y portador de vapor se descarga al exterior. El volumen de este aire es preciso compensarlo aspirando aire del exterior hacia dentro de la casa a través de sus ventanas o de las rendijas que hay en cada casa.

Esto es derrochar en dos aspectos. En tiempo frio, el aire caliente y húmedo se derrocha fuera, y el aire frío y seco que se aspira debe calentarse (y quizá humedecerse) mediante el sistema de calefacción. En tiempo cálido, no se desea tener dentro el aire del secador, pero el aire exterior aspirado debe ser enfriado y deshumectado por el sistema de aire acondicionado. Sería más práctico proveer al secador sólo de aire exterior y seguir descargando hacia el exterior el que expulsa. En tiempo frío podría ser útil abastecer y descargar el secador dentro de casa, usando sólo aire interior, siempre que el procedimiento no aumente demasiado la humedad.

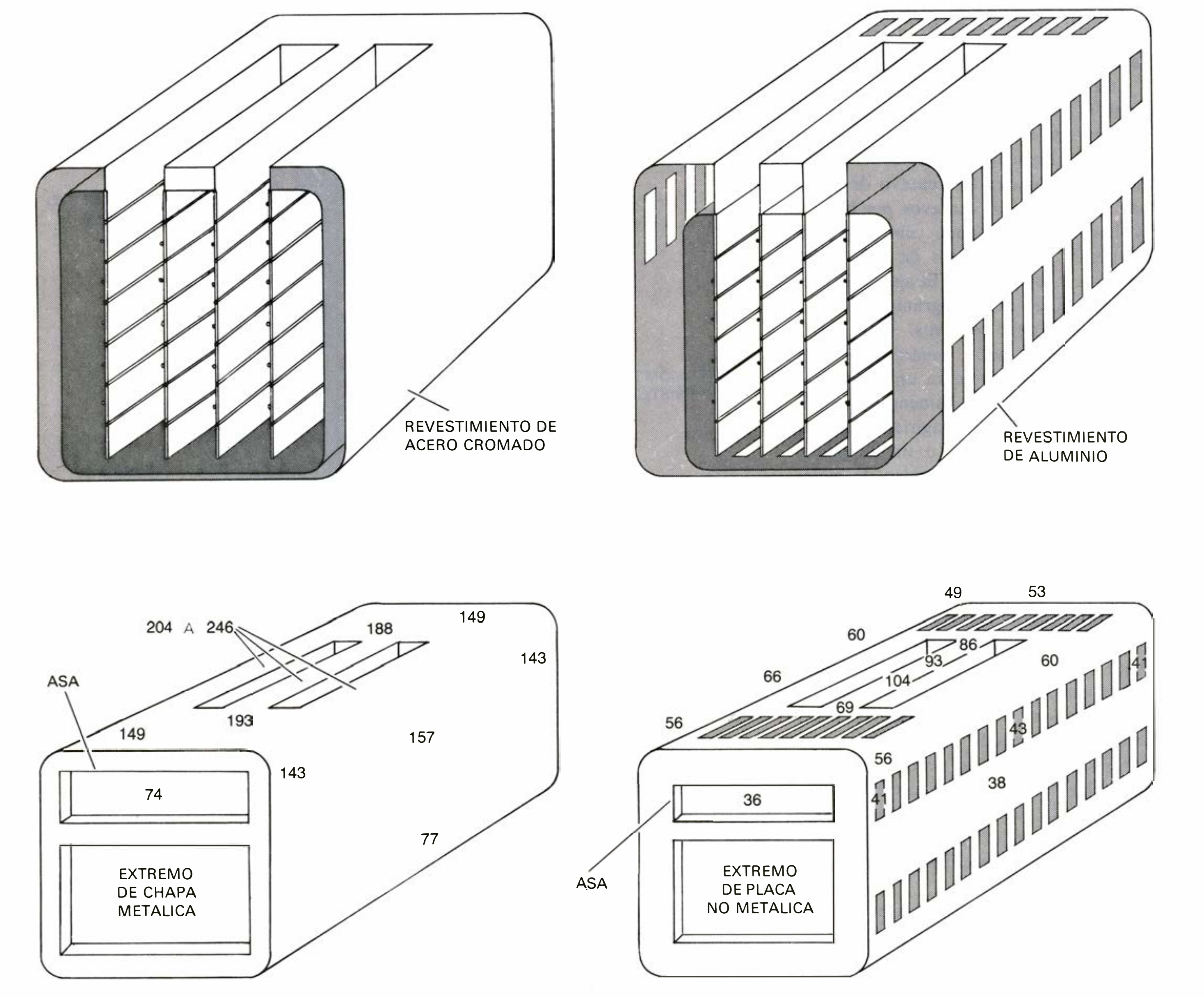
Estas ideas no son triviales. El volumen total de aire que pasa por un secador mientras deshumecta una colada de tres kilogramos es de 130 metros cúbicos. El volumen de aire de una casa de dos plantas y tres dormitorios es de unos 540 metros cúbicos. Por consiguiente, el descargar fuera el aire del secador, equivale a echar casi una cuarta parte del aire contenido en la casa, aire que en la mayor parte del año ya representa una inversión en calefacción o climatización.

En esto se revela un problema más general. Solemos tomar los artefactos de a uno en uno, comprándolos e instalándolos por separado y reemplazándolos por separado. Pero si se quiere optimizar el rendimiento del conjunto de máquinas domésticas, es preciso considerar el efecto de una sobre otra. Al au-

mentar los costos de la energía, el problema de administrar simultáneamente el escape de aire caliente y húmedo del secador, y el aire caliente y seco derrochado del refrigerador y del horno llega a ser importante. Una elección desafortunada puede no tener más sentido que hacer funcionar al mismo tiempo la caldera y el climatizador.

La creciente preocupación por el uso económico de la energía se traducirá probablemente en un interés cada vez mayor del consumidor por el coste de la vida útil de un artefacto. Aquí falta un importante dato informativo. Se trata de la vida útil prevista del aparato. Para empezar, no es fácil definir la "vida útil prevista". Sea cual fuere la definición, para la mayoría de los productos se carece de números. Y aún si se conociese tal número para un producto funcionando en condiciones de uso estrictamente especificadas, se hallaría que el uso real varía tanto de un consumidor a otro y de una a otra zona geográfica, que una declaración sobre el promedio de vida útil y del coste de funcionamiento de un artefacto podría tener escaso valor para un presunto comprador y hasta podría llamar a engaño. Los autores del estudio definieron la vida útil en servicio como el tiempo previsto de duración de un artefacto nuevo usado por un solo propietario.

Respecto de las variaciones en el uso, que por cierto inciden en la energía necesaria, poco se sabe. En un empeño por establecer al menos cierta cantidad de información segura sobre este tema, en el Bureau of Standards se realizó hace no mucho una prueba con seis cocineros que usaban cocinas y hornos (con la finalidad de crear la base para un método normalizado de probar el uso de cocinas). Cada cocinero preparó tres comidas normales diarias durante siete días, variando el menú en cada comida. Las variaciones de las costumbres al cocinar fueron notables, según se reflejó en la cantidad de energía para hacer funcionar los diferentes hornos y cocinas. En ciertas ocasiones, la energía consumida por el cocinero menos ahorrativo sobrepasaba en un 50 por ciento la pauta seguida por el más parco. Al parecer, esas variaciones de los hábitos culinarios pueden exceder de lejos la variación en la eficiencia de las cocinas en cuanto a consumo de energía. Para hacer cálculos racionales, acerca del coste total de funcionamiento de determinado artefacto se precisa una información mucho más completa sobre las variaciones en su uso.



Comparación de dos tostadores. A la izquierda uno convencional y a la derecha otro mejorado

La seguridad de los productos es un aspecto de su funcionamiento que ahora, por ley, exige la atención específica de fabricantes y organismos federales. Hace varios años, cuando este asunto empezó por primera vez a interesar al gobierno, se sugirió como tema para un breve estudio la seguridad eléctrica y térmica de los tostadores de pan. El Bureau of Standards examinó varios tostadores de pan comprados al azar. Resultó que todos y cada uno de ellos era una fuente potencial de grave choque eléctrico para un usuario lo bastante insensato como para intentar sacar una tostada atascada con un cuchillo o tenedor mientras el tostador estaba enchufado. Además, todos los tostadores se ponían o dolorosa o peligrosamente calientes de tocar después de uno o dos ciclos de tostado. Luego de cinco ciclos, un modelo quedaba lo bastante caliente como para fundir soldadura de estaño.

Es bastante fácil proyectar un tostador satisfactorio que no pueda quemar ni electrocutar al usuario. El Bureau of Standards construyó dicho modelo con fines demostrativos. Entre los dispositivos que garantizan su funcionamiento sin riesgo está el aislamiento eléctrico, pero no térmico, de sus elementos calefactores, y la disposición de corrientes de aire internas para disminuir la temperatura de la envuelta. Esos dispositivos encarecen muy poco el artefacto. Sin embargo, no sabemos de ningún fabricante que ofrezca a la venta un tostador de tal especie.

El trabajo realizado con tostadores llevó a un interés en el problema general de especificar superficies que pudiesen calentarse sin ocasionar lesiones graves al tocarlas. A este objeto, el Bureau of Standards ha creado el termoestesiómetro, instrumento térmicamente análogo al dedo humano. El núcleo cilíndrico de su sonda está hecho de un caucho con propiedades térmicas equivalentes a las de la carne humana. Un calefactor eléctrico mantiene el cilindro a la temperatura digital (33 grados Celsius). Un termopar, delgado y en forma de cinta, va empotrado a 0,1 milímetros por debajo de la superficie de la punta de la sonda (profundidad correspondiente a la de la capa dérmica de la piel) a fin de medir la temperatura que sentiría un dedo. Cuando la sonda se pone en contacto con una superficie caliente y se la mantiene allí, los circuitos de control proporcionan automáticamente una lectura de la temperatura alcanzada al cabo de un tiempo determinado.

El termoestesiómetro puede servir de base para una norma sencilla de seguridad térmica en productos. Respecto de cualquier superficie con la que pueda ponerse en contacto, el instrumento informa acerca de si implica o no riesgo, sin referirse específicamente a la temperatura de tal superficie (un objeto de madera y otro de acero pueden ser inocuos y peligrosos de tocar, respectivamente, aunque estén a igual temperatura) o a la forma del objeto, o a la clase de material de que esté hecho o al espesor de éste.

En el Bureau of Standards se ha trabajado también en lo referente al filo de aristas y acuidad de puntas, principalmente con el objeto de fijar las normas de seguridad para juguetes. Esta labor ha incluido acopiar datos sobre la penetrabilidad de la piel mediante puntas de diversos diseños y aristas de diversa especie. Los datos de este tipo, por sí mismos, no dejan zanjada cuestión alguna. Si se ha de elegir un criterio geométrico sobre puntas o aristas que no presenten riesgos, la elección debe hacerla aquella autoridad que tenga la responsabilidad de reglamentar los riesgos de productos con puntas o cantos agudos.

Sobre ciertos asuntos de seguridad es imposible redactar ahora especificaciones completas para productos, por desconocerse la información necesaria. Ejemplo de esto son los cascos de protección. La relación entre una agresión mecánica (tal como un golpe en la cabeza o una rápida desaceleración en la misma) y la probabilidad de una lesión física no está adecuadamente establecida.

Gran parte de las investigaciones sobre la relación entre agresión y lesión se ha concentrado en sucesos que producen concusión, síntoma que los médicos suelen describir como acompañado de desorientación pasajera, quizá con pérdida del control visual o del habla. Es menos grave que una pérdida de conciencia prolongada. Así definida, la concusión es el síntoma que suele observarse después de accidentes deportivos; muchos la consideran la lesión umbral contra la que deben defender los casos protectores.

El problema es que hay desacuerdo sobre las causas mecánicas de la concusión. Algunos investigadores creen que la cantidad importante es la aceleración lineal de la cabeza; otros mantienen que no es la aceleración lineal sino la rotacional, o posiblemente una conjugación de ambas.

Esta carencia de una comprensión fundamental no ha impedido las sugerencias sobre pruebas de cascos. Se ha empleado extensamente una prueba de caída ideada para cascos para motocicletas por el American National Standars Institute, a fin de ver si podría servir como medio para clasificar los casos usados en el fútbol americano. Las pruebas han mostrado que estos cascos difieren no sólo en su capacidad de aminorar la máxima desaceleración lineal que experimentaría la cabeza en una caída, sino también en su capacidad para absorber la energía transmitida por un golpe a una cabeza no protegida. Sin embargo, nadie ha justificado aún una especificación para estas atenuaciones de aceleración o de energía, y no se ha indagado científicamente los dispositivos mecánicos que optimizarían la función protectora de un casco.

Hace varios años, Lewis M. Branscomb, quien entonces era director del Bureau of Standards, precisó la necesidad de realizar los trabajos que he descrito. Acerca del coste de vida útil de productos, decía: "Hay tres soluciones posibles del dilema entre coste inicial y coste de vida útil. La primera es una mayor difusión del alquiler de productos y artefactos, asumiendo el proveedor toda responsabilidad sobre mantenimiento, como lo hace la compañía telefónica. Puede garantizarse que esa práctica suscitaría un rápido cambio en el diseño industrial que haría máxima la vida útil del producto y minimizaría los costes totales.

La segunda es una liberalización de las garantías de modo que abarcasen la mayor parte de la vida útil prevista, entendiendo el consumidor que habría grandes posibilidades de proceder al reemplazo para cuando expirase la garantía. Y la tercera es proporcionar al consumidor información de hecho acerca de factores de coste, para educarlo sobre las ventajas de pagar más por un producto que cueste menos poseer y hacer funcionar, y ayudarlo a tomar una decisión inteligente. Si existiese una tendencia hacia cualquiera de estas soluciones, ella daría a los ingenieros un nuevo incentivo, aumentaría la eficiencia de nuestra economía y disminuiría la velocidad de conversión de productos en basura".

Respecto de la seguridad de los productos, Branscomb decía: "La tecnología ha contribuido enormemente a nuestra salud y longevidad. Pero es grande el precio que pagamos en lesiones y muertes por productos peligrosos... Nadie espera que los productos estén hechos a prueba de idiotas. Pero ¿no tiene el comprador derecho a conocer la índole de los riesgos a que puede exponer a su familia, a sus vecinos y a sí mismo? Las crecientes expectativas del público, de esta especie, exigen proyectos técnicos imaginativos y una publicidad y comercialización escrupulosas".

La epidemiología de la gripe

El fenómeno de la recombinación genética entre cepas humanas y animales del virus de la gripe puede ser el responsable de la aparición de nuevos subtipos, tales como el virus que ocasionó la gran pandemia de 1918-19

Martin M. Kaplan y Robert G. Webster

A la gripe se la ha llamado la última gran peste de la humanidad. Ciertamente la pandemia de 1918-19, que se extendió rápidamente en triple oleada por el mundo matando a más de 20 millones de seres humanos y dejando tras sí en su despertar enormes trastornos sociales y económicos, se sitúa como una de las aflicciones más devastadoras que hayan existido en la historia del hombre. Durante los últimos 250 años, por lo menos 10 y tal vez hasta 20 pandemias menores de gripe han asolado el globo, alternando con un número mucho mayor de epidemias más débiles y localizadas. ¿Cuál es la causa de la amplia variación en extensión y gravedad de los diferentes brotes de la enfermedad?

Un hecho conocido de tiempo atrás es que la gripe es una infección viral, y que las diferentes apariciones de la enfermedad en la población humana se deben a cepas distintas del virus de la gripe. En el momento actual no existe una explicación del todo satisfactoria sobre el origen de las cepas virales pandémicas en el hombre, pero las pruebas acumuladas en esta materia apuntan hacia el importante papel desempeñado por los virus de la gripe de otras especies, entre las que hay que contar a los animales domésticos y las aves migratorias.

En los últimos años, cada vez resulta más claro que la existencia de un amplio reservorio de cepas del virus gripal en estas criaturas representa una continua y, evidentemente, no erradicable amenaza para la humanidad.

Historia de la enfermedad

La enfermedad respiratoria aguda y extraordinariamente contagiosa que se conoce ahora como gripe parece haber afligido al hombre desde los tiempos remotos. Los síntomas individuales y los rasgos epidemiológicos de la enfermedad son suficientemente característicos como para permitirnos identificar un número de epidemias mayores en un pasado lejano. Hipócrates, el padre de la medicina, hace ya alusión a una de estas epidemias en el año 412 a.C., y en la Edad Media se describieron numerosos episodios de este tipo.

El término "influenza" se introdujo en Italia a principios del siglo XV para describir una epidemia que se atribuyó a la influencia de las estrellas. El término fue adoptado por los ingleses en el siglo XVIII; durante el mismo período los franceses llamaron a la enfermedad *la grippe*. En carta fechada en Edimburgo, enviada por Lord Randolph a Lord Cecil en noviembre de 1562, se contiene una descripción muy colorista y precisa de las principales características de la gripe:

"Con los debidos respetos para Su Señoría, nada más llegar la Reina (María) a este lugar, entró en contacto con una nueva enfermedad que es común en esta ciudad y a la que llaman aquí 'la nueva relación', que se difundió a su vez por toda su corte no respetando señores, damas ni doncellas, y lo mismo franceses que ingleses. Es un tormento en la cabeza para los que la tienen y un dolor en sus estómagos, con mucha tos, que persiste en unos más tiempo, en otros menos tiempo, según encuentre organismos más o menos apropiados para el desarrollo de la enfermedad. La reina permaneció en cama seis días. No daba la enfermedad una impresión de peligro ni tampoco morían muchos de ella, excepto algunas personas ancianas. Mi señor de Murraye está ahora con ella, el señor de Lidlington la ha tenido, y a mí me avergüenza decir que hasta ahora me he visto libre de ella, ya que parece querer relacionarse con todo el mundo".

La primera pandemia bien documentada tuvo lugar en 1580 y se creyó que se originó en Asia; desde allí se extendió a Africa y Europa. La mortalidad fue elevada en algunas ciudades y, sin duda, la cuenta se incrementó debido a la práctica común por entonces de sangrar a los enfermos para bajarles la fiebre. Durante los tres siglos siguientes, aunque la relación de los casos era irregular y la declaración a menudo inexacta, hubo un número definido de graves pandemias, además de epidemias intercurrentes, hecho en el que los historiadores suelen coincidir. Una investigación retrospectiva en la última década ha clarificado parcialmente la naturaleza de la pandemia de 1889 con la búsqueda de anticuerpos en el suero de las personas que vivieron en aquella época. Hasta principios de 1930, sin embargo, no se identificó por primera vez un virus específico como el causante de la gripe, hecho que señaló el comienzo de una mejor comprensión de la enfermedad.

En términos de víctimas humanas, la gran pandemia de 1918-19 no tuvo precedentes. Se calcula que murieron en todo el mundo desde un mínimo de 20 millones hasta el doble de esa cifra. Más de 500.000 muertes se registraron en Estados Unidos, y otras partes del mundo resultaron tanto o incluso más gravemente atacadas. Una autoridad en esta materia calculó en 20 millones las muertes ocurridas solamente en la India, y algunas zonas de Alaska y de las islas del Pacífico perdieron más de la mitad de su población. En toda Norteamérica hubo una gran desorganización y el grado de vida comunitaria durante la epidemia descendió en muchas ciudades hasta niveles de paralización absoluta. Unos 25 millones de casos clínicos de gripe se observaron durante el otoño e invierno de 1918-19: la cuarta parte de la población total. Sólo en Filadelfia, durante la tercera semana de octubre de 1918, hubo 4600 muertes por la gripe. En casi todas las ciudades importantes hubo que cerrar los teatros y otros locales de reunión, mientras los hospitales estaban llenos a rebosar y con falta

de servicios médicos. Adultos hasta entonces sanos enfermaban y morían en cuestión de 24 horas. Familias enteras resultaron afectadas, a menudo sin nadie que las cuidase, a pesar de la notable profusión de servicios de voluntarios en todo el país. Abundaron los remedios extraños, pero, en último término, el único tratamiento eficaz era el cuidado diligente del enfermo.

Las fuerzas armadas de Estados Unidos resultaron gravemente afectadas, viéndose precisadas a reducir a un mero goteo el envío de tropas americanas al frente occidental en el verano de 1918. Las muertes por la gripe en el ejército americano en 1918 llegaron a 43.000, un 80 por ciento del número total de americanos muertos en campaña. Algunos generales alemanes atribuyeron a esta enfermedad la lentitud progresiva, si no el fracaso final, de la última ofensiva de sus tropas en la primavera y verano de 1918.

Todavía no se ha aclarado por qué la pandemia fue tan letal. Parece ser que el desencadenante de muchas, cuando no de la mayoría, de las muertes fueron neumonías y otras enfermedades graves ocasionadas por infecciones bacterianas secundarias. Este tipo de infecciones admiten hoy un tratamiento eficaz con antibióticos. Otro factor importante podría haber sido un notable aumento de la virulencia del propio virus durante las primeras fases de la pandemia en la primavera y verano de 1918. Hasta ahora, todos los intentos por aclarar estos interrogantes, entre ellos el examen microscópico de muestras de tejido de las víctimas de la enfermedad o la exhumación en la década de 1950 de los cuerpos enterrados en el helado suelo de Alaska en búsqueda de la cepa del virus responsable, han fracasado.

El nombre que se le dio a la pandemia de 1918-19 fue el de "gripe española" ("Spanish flu"), nombre equivocado que ha persistido hasta hoy, a pesar de que la mayoría de los relatos sitúan los primeros casos humanos en otras localizaciones. Por lo que parece, España obtuvo esta dudosa distinción como consecuencia de la práctica de la censura impuesta por las tropas aliadas y alemanas y el escaso deseo de las autoridades de reconocer una incapacitación tan extendida entre sus tropas. Es difícil conocer con exactitud el área geográfica primeramente afectada, ya que la pandemia llegó en tres oleadas: en la primavera de 1918, el otoño de 1918 y los primeros meses de 1919. No se prestó una gran atención a la enfermedad, hasta que llegó la ola del otoño de 1918, auténticamente "asesina". Algunas autoridades sitúan el origen de la primera ola epidémica en China, en el mes de marzo de 1918, pero se puede encontrar información mucho más fidedigna en los registros del ejército estadounidense. Dichos registros sitúan exactamente la primera agrupación de casos de gripe entre las tropas acampadas en Fort Riley, en Kansas, el 11 de marzo de 1918. No se puede demostrar concluyentemente que la enfermedad se extendiera por todo el mundo a partir de esa única localización, pero una prueba posterior ha venido a demostrar que la hipótesis no es improbable.

Debido a la terrible experiencia de la pandemia de 1918-19, no es de extrañar que se suscitara una gran aprensión en-



MASCARILLAS DE GASA, adoptadas como medida sanitaria en muchas partes de los Estados Unidos, durante la segunda ola "asesina" de gripe, que azotó al país en el otoño de 1918. Quienes las utilizan aquí son policías de Seattle. La pandemia de gripe de 1918-19 fue la de mayor mortalidad de la historia, matando a unos 20 millones de personas en todo el mundo, entre ellos más de 500.000 norteamericanos.

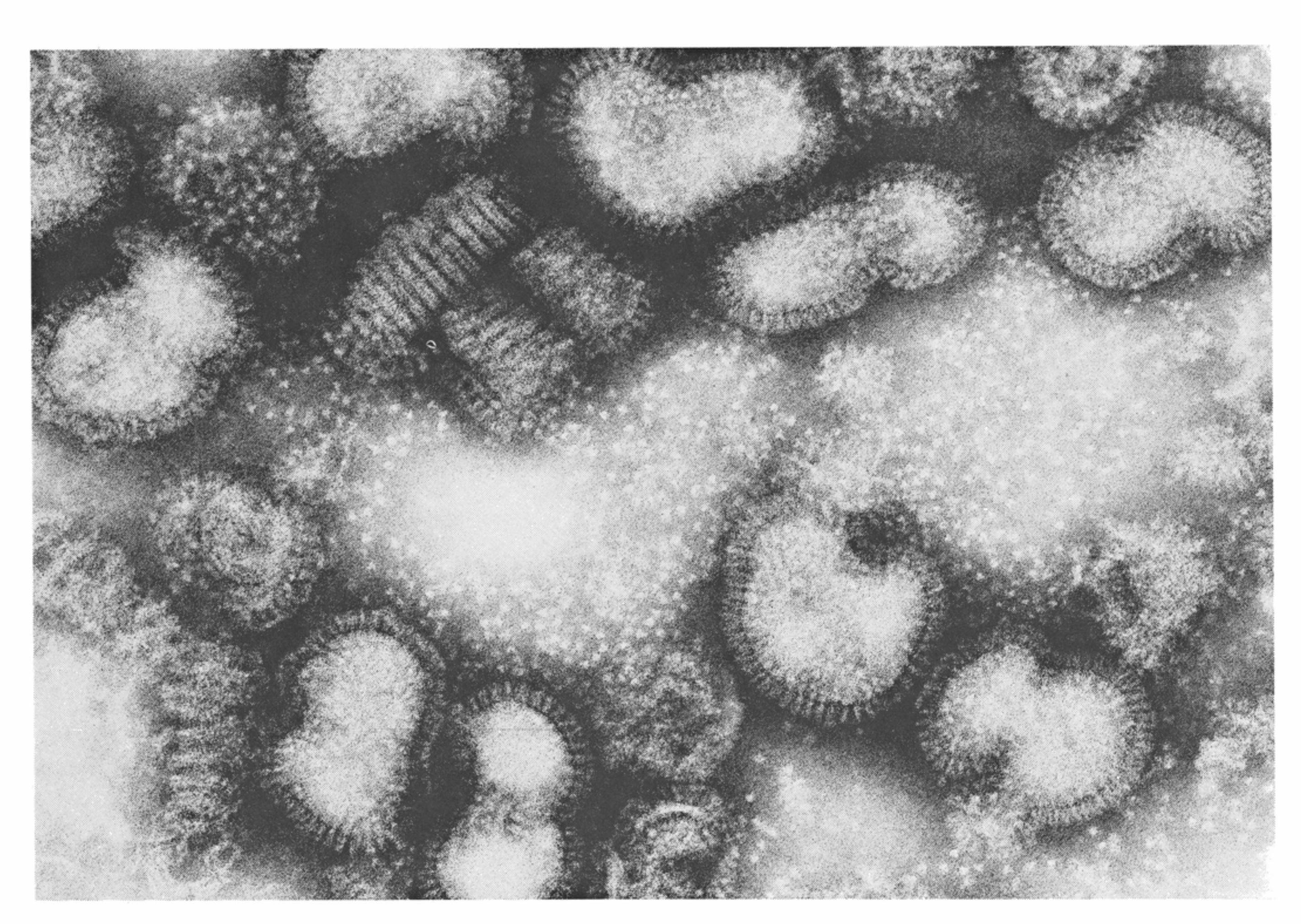
tre las autoridades sanitarias de los Estados Unidos cuando otro brote de la enfermedad, aparentemente ocasionada por la misma cepa del virus gripal, hizo su aparición en Fort Dix, en New Jersey, en el mes de enero de 1976.

En busca del agente causal

A lo largo de los siglos, el hombre ha especulado sin mucho fundamento sobre la causa de la gripe: las estrellas, los agentes atmosféricos o las emanaciones venenosas originadas en las ciénagas se vieron implicados uno tras otro. (Incluso en época tan reciente como en 1894, Charles Creighton, eminente epidemiólogo inglés, seguía insistiendo en que la gripe no era contagiosa.) Sin embargo, hacia fines del siglo XIX, el concepto microbiológico de la enfermedad contagiosa había echado sólidas raíces, lo que preparó el terreno para el hallazgo de un bacilo en la garganta de muchos enfermos de gripe. Este bacilo, *Haemophilus influenzae* (también conocido como el bacilo de la gripe de Pfeiffer, en memoria de Richard F. J. Pfeiffer, bacteriólogo alemán) se mantuvo, durante muchos años, como el agente etiológico número uno de entre los sospechosos de la gripe. El descubrimiento del origen verdaderamente viral llegó a finales de la década de 1920, cuando se detectó por primera vez una cepa del virus en el cerdo. Una cepa relacionada con ésta fue finalmente aislada a partir de un paciente humano en 1933.

Algunos relatos históricos de la enfermedad mencionan la interesante coincidencia de enfermedades semejantes a la gripe en animales, particularmente en caballos, que precedían inmediatamente o que acompañaban a las epidemias de gripe en el hombre. La gran variedad de agentes microbianos, distintos de los virus de la gripe, que se sabe causan enfermedades del tracto respiratorio superior en los animales, hacían confuso el cuadro. Es un hecho demostrado en la actualidad que brotes de la enfermedad ocasionados por virus han sido frecuentes entre los animales, en el pasado. Sin embargo, hasta el otoño de 1918, no se llegó a establecer con toda certeza la estrecha relación existente entre la gripe humana y la animal. J. S. Koen, de Fort Dodge, en Iowa, un veterinario que trabajaba por entonces como inspector del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, informó de una nueva enfermedad que había aparecido en los cerdos en el Medio Oeste; era sorprendentemente similar, y contemporánea por otro lado, con la gripe humana de las familias de los agricultores. Su conclusión fue que se trataba de una misma y única enfermedad.

Tras prolijas investigaciones sobre el



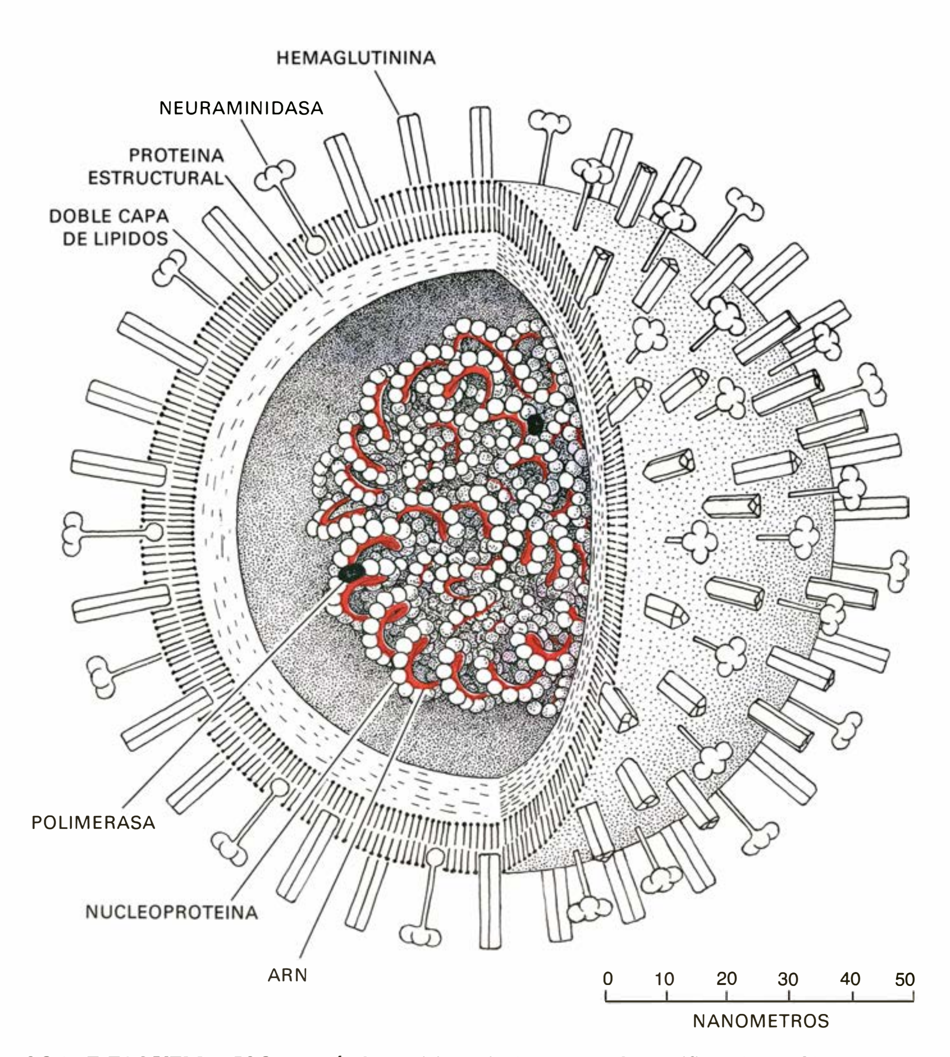
VIRIONES (partículas virales) del virus de la gripe porcina, aumentados unas 300.000 veces en esta micrografía electrónica, obtenida por Gopal Murti del St. Jude Children's Research Hospital, en Memphis, Tenn. Las partículas son típicamente esféricas; miden unos 100 nanómetros de diámetro. No obstante, su forma puede variar ampliamente, y algunas llegan a adoptar una configuración de largos filamentos. Las proyecciones espiculares que recubren la superficie externa de las partículas intactas son moléculas de hemaglutinina *(H)* y neuraminidasa *(N)*. Hay una media de unas 500 espículas *H* y 100 espículas *N* en cada partícula esférica. La espícula *H* capacita al virus para adherirse a las células del cuerpo; tras la infección, se forman anticuerpos específicos anti-espícula *H*, que impiden la reinfección con la misma cepa del virus gripal. Se cree que la espícula *N*, que es un enzima, determina la disolución de la unión entre los viriones y las células infectadas, facilitando así el paso del virus de célula a célula. También se forman anticuerpos específicos contra el enzima *N*, pero son menos eficaces contra futuras infecciones. Algunos viriones aparecen rotos, dejando ver sus componentes internos. Las motas blancas son espículas *H* y *N* libres.

mecanismo de transmisión de la gripe entre los cerdos, un equipo de veterinarios del Bureau of Animal Industry, dirigido por C. N. McBryde, consiguió, en 1928, transmitir la enfermedad por medio de las secreciones nasales sin filtrar, tomadas del tracto respiratorio de los cerdos enfermos, pero el intento de transmitirla con material filtrado fracasó. Basándose en estos hallazgos, Richard E. Shope, del Rockefeller Institute of Comparative Pathology en Princeton, New Jersey, pudo demostrar que el virus podía transmitirse de unos cerdos a otros con material filtrado, y dio a conocer éste y otros trabajos sobre el tema en 1931.

El trabajo de Shope encontró eco en Gran Bretaña, en donde se llevó a cabo un nuevo intento por aislar el virus durante la epidemia de gripe humana de 1933. Wilson Smith, Christopher Howard Andrewes y P. P. Laidlaw, que trabajaban por entonces en el National Institute for Medical Research de Londres, obtuvieron, al fin, el éxito, tras inocular un filtrado de lavados faríngeos humanos en el hocico del hurón, la misma vía de inoculación que había usado Shope en sus experimentos con el cerdo. El grupo británico consiguió más tarde producir neumonía en el ratón con material nasal procedente del hurón infectado.

A raíz de la demostración de que el virus de la gripe podía transmitirse al hurón y al ratón, se registraron rápidos progresos. En 1940 se consiguió infectar experimentalmente a hurones con un segundo tipo de virus de la gripe humana. Esta segunda cepa fue denominada gripe *B*, para distinguirla de la primeramente hallada, a la que se llamó gripe *A*. (En 1949 se aisló a partir del hombre un tercer tipo, la gripe *C*.) También en 1940, F. M. Burnet, de Australia, descubrió que los virus de la gripe se podían multiplicar en las células que revisten la cavidad alantoidea del embrión de pollo en desarrollo, y un año después, George K. Hirst, del Public Health Research Institute de Nueva York, observó que el líquido procedente de embriones de pollo inoculados con el virus gripal aglutinaba, o aglomeraba, los hematíes de pollo. Esta hemaglutinación desaparecía al ser calentada, lo que ponía de manifiesto la presencia en el virus de un enzima que ocasionaba la disociación de virus y hematíes.

Esta serie de adelantos sirvieron de base para nuevos progresos. Al conseguirse altas concentraciones del virus de la gripe en embriones de pollo en desarrollo, se pudo fabricar también vacunas humanas del virus gripal inactivado. Al



CORTE ESQUEMATICO a través de un virion gripal, que pone de manifiesto la notable construcción externa e interna del mismo. Las espículas *H* y *N* están enclavadas en una doble capa de lípidos, o ácidos grasos, que rodea el núcleo de la partícula viral. Moléculas de proteína estructural revisten el lado interno de la doble capa lipídica, y rodean el núcleo. En el interior del núcleo hay un complejo helicoidal de moléculas, compuestas de ARN (acido ribonucleico) en asociación con nucleoproteínas y polimerasas (enzimas que inician la replicación). El ARN *(color)*, que contiene la información genética del virus, está dividido en ocho segmentos de diferente longitud. Los anticuerpos que se forman en el organismo después de la infección contra las ribonucleoproteínas y las proteínas estructurales son específicos de los tipos *A*, *B*, y *C* del virus gripal; pero no distinguen los distintos subtipos o cepas dentro de cada tipo, y se supone que su eficacia contra la reinfección es irrelevante. Una vez adsorbido el virus por la célula, la doble capa de lípidos del virion se funde con la doble capa de lípidos de la célula, bien en la superficie de ésta, bien en pequeñas vesículas de su interior. Después de penetrar el núcleo del virus en la célula, se producen copias complementarias de los ocho segmentos ARN del virus, con la ayuda de la polimerasa que aporta la partícula entrante. El ARN complementario dirige a su vez la síntesis de proteínas y de ARN para nuevas partículas virales. Apenas se conoce la secuencia real de los hechos dentro de la célula infectada, incluidos los sitios de replicación viral y la función del núcleo durante la misma.

poder inhibirse la reacción de hemaglutinación con los anticuerpos específicos procedentes del suero sanguíneo del hombre o animales, infectados o vacunados con virus de la gripe, se hizo posible un método simple para distinguir entre diferentes cepas del virus gripal y para medir la respuesta inmunológica del organismo frente a una determinada cepa.

El cambiante virus de la gripe

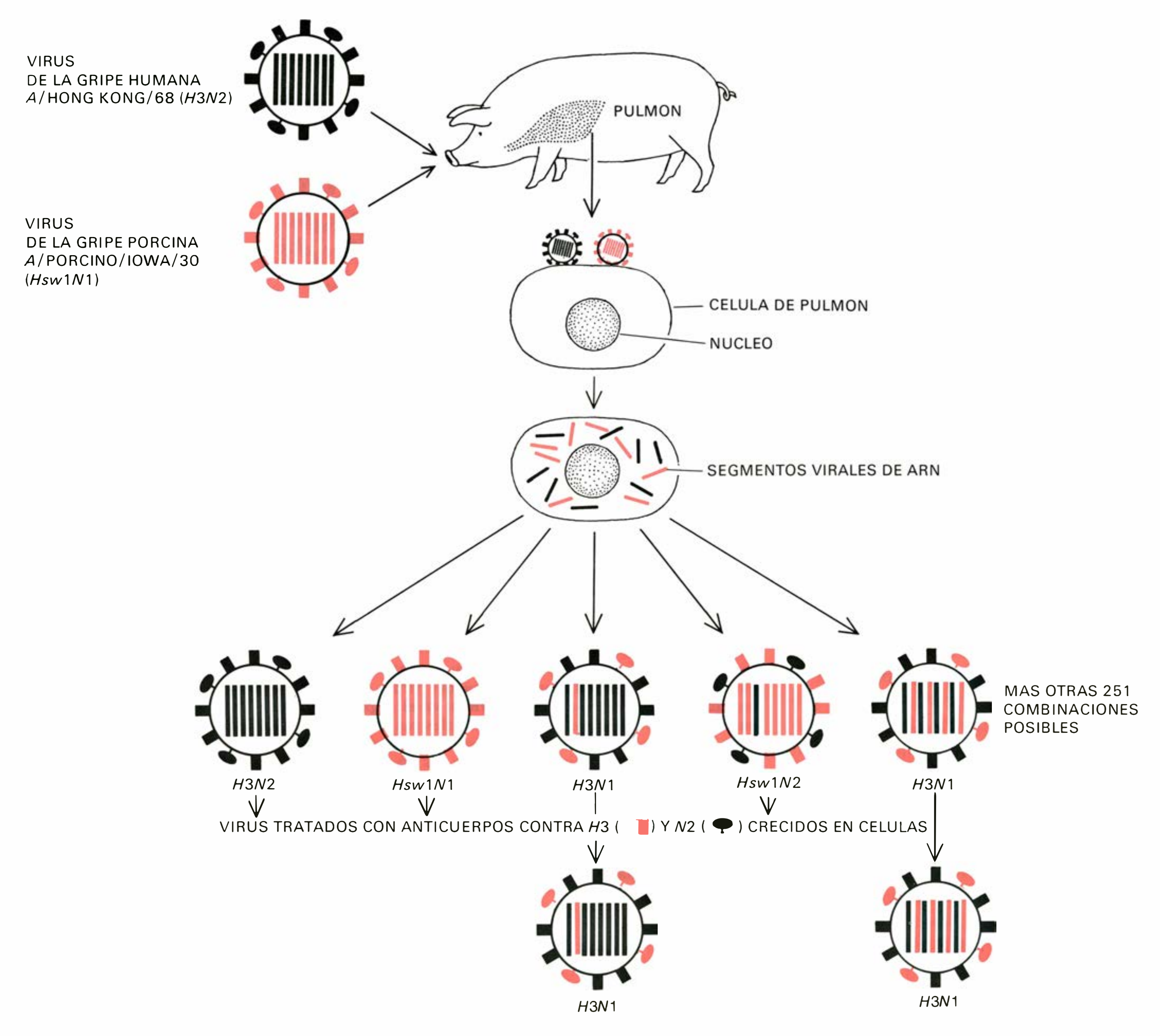
Una micrografía electrónica del virion gripal (que es la partícula vírica) revela una esfera de unos 100 nanómetros de diámetro. La superficie de la partícula está recubierta de espículas: prolongaciones densamente apretadas que se proyectan en sentido radial. Estas espículas de superficie son de dos tipos, una de ellas se une a los hematíes, y hace que se aglutinen entre sí (de ahí el nombre de hemaglutinina, habitualmente abreviada como *H*), y la otra deshace la unión entre la hemaglutinina y el hematíe. Este segundo tipo de espícula, es un enzima llamado neuraminidasa (*N*).

La hemaglutinina es la causante de que los virus gripales se adhieran a las células. Después de una infección, se producen anticuerpos contra la espícu-

la *H*, lo que impide la reinfección con la misma cepa del virus gripal. En el antígeno hemaglutinina se observa una considerable variación antigénica.

La espícula *N* del virion es totalmente diferente, en apariencia y función, de la espícula *H*. El enzima neuraminidasa puede ser el responsable de que el virus se abra paso y pueda salir de la célula infectada. Se sabe, al menos, que facilita la propagación del virus de célula a célula. Después de la infección, también se forman anticuerpos contra el enzima *N*, pero son de menor importancia a la hora de proteger contra la infección. La molécula de neuraminidasa sufre también variaciones antigénicas, aunque varía menos que la molécula de hemaglutinina. Así pues, ambas espículas, la *H* y la *N*, son proteínas muy variables, y los anticuerpos que se forman contra ellas pueden distinguir perfectamente entre las diferentes cepas de los virus gripales.

Los virus de la gripe se diferencian de la mayor parte de los otros virus animales en que su ARN, o ácido ribonucleico, que contiene la información genética, se replica y va incluido en el virion como ocho segmentos monocatenarios distintos. Esta fragmentación del ARN lleva consigo el que en una infección mixta con diferentes cepas del virus de



RECOMBINACION del material genético de dos virus diferentes de la gripe *A*, representada esquemáticamente en esta figura. (Las diversas cepas del virus se han designado, por acuerdo entre los virólogos, según la secuencia en la que las variaciones mayores de los dos principales componentes antigénicos del virion, la hemaglutinina y la neuraminidasa, hacen por primera vez su aparición. En el hombre, por ejemplo, los antígenos variantes de superficie *H* y *N* se denominan *H*0, *H*1, *H*2, *H*3, *N*1, *N*2, y así sucesivamente. Para cepas que aparecieron por primera vez en otros animales, como el cerdo, se añaden al código de la etiqueta nombres o letras para una identificación apropiada, en este caso *sw*.) Aquí se ve cómo los dos virus gripales, uno humano (*H*3*N*2) y el otro porcino (*Hsw*1*N*1) entran inoculados en el hocico del cerdo. La inoculación produce una infección simultánea de una sola célula del pulmón, con los ocho segmentos separados de ARN de cada virus. Una vez dentro de la célula, los virus se multiplican, y los 16 segmentos diferentes de ARN se pueden recombinar de muchas maneras distintas durante el "empaquetamiento" de nuevas partículas virales. En presencia de anticuerpos contra la neuraminidasa de la cepa humana y la hemaglutinina de la porcina, todos los virus resultantes serán neutralizados excepto los que posean la combinación *H*3*N*1 de antígenos de superficie. Los virus gripales *H*3*N*1 pueden contener muchas combinaciones distintas de ARN, incluidas las que codifican las dos proteínas de superficie, pero la reorganización con los seis segmentos restantes puede variar y algunos recombinantes pueden causar la infección del cerdo. La figura ilustra un experimento real llevado a cabo por uno de los autores (Webster), con Charles H. Campbell, en las dependencias para aislamientos que el Departamento de Agricultura estadounidense tiene en Plum Island, junto a Long Island. La cepa *H*3*N*2 se detectó por primera vez en seres humanos en Hong Kong en 1968; la cepa *Hsw*1*N*1 se aisló por primera vez a partir del cerdo en 1930, en Iowa.

la gripe *A* ocurra con cierta facilidad una recombinación genética, o reagrupación de dichos fragmentos. La recombinación de estos segmentos de ARN constituye probablemente una clave importante para explicar las principales variaciones antigénicas de los virus gripales. Se ha demostrado que cada segmento de ARN contiene en sí la información genética requerida para codificar una sola proteína viral. Por consiguiente, serán ocho las proteínas sintetizadas por el virus en las células infectadas.

En el virion, cada uno de los ocho segmentos de ARN está asociado con otras cuatro moléculas: una nucleoproteína y tres enzimas polimerasas. La disposición exacta de estos complejos moleculares se desconoce por ahora, si bien parece ser la responsable de las estructuras internas helicoidales que se ven en las micrografías electrónicas de algunos viriones. Las dos proteínas más importantes situadas en el núcleo del virion, la nucleoproteína y la proteína estructural, son muy semejantes en los virus gripales del mismo tipo: en otras palabras, son tipo-específicas de los virus gripales *A*, *B* y *C*. Pasada la infección, los anticuerpos producidos no pueden distinguir entre las nucleoproteínas de los distintos virus gripales *A*, es decir, entre subtipos dentro del mismo tipo. Los anticuerpos contra estas proteínas no parecen ser importantes en lo referente a la protección contra la infección.

Dos tipos de variación antigénica exhiben los virus de la gripe en sus principales antígenos *H* y *N*. El primer tipo de cambio, llamado cambio antigénico (antigenic drift), consiste en una serie de alteraciones menores, dentro de un grupo de cepas similares. La segunda variación recibe el nombre de salto antigénico (antigenic shift), para destacar un cambio más brusco e importante en la composición de los antígenos hemaglutinina o neuraminidasa (o ambos a la vez), que, de común acuerdo, los virólogos han designado como *H*0, *H*1, *H*2, *H*3, *N*1, *N*2, y así sucesivamente. Ambas clases de variaciones se observan en los virus de la gripe *A*, mientras que en los de la *B* sólo se ha detectado el cambio antigénico (antigenic drift). El virus gripal *C* se aísla en contadas ocasiones, y por ello está mucho menos estudiado. El virus gripal *A* se ha aislado a partir de muchas especies de animales inferiores, así como del hombre, y es el único tipo que causa pandemias en este último. Por tal razón, el resto del trabajo se dedicará al virus *A*. A partir de 1933, fecha en que se aisló el primer virus gripal humano, hoy conocido como *H*0*N*1, se han podido detectar cambios antigénicos y saltos antigénicos en los virus gripales *A*. Cambios menores (cambios antigénicos) se han visto en las dos proteínas de las espículas superficiales, sobre todo en la molécula de hemaglutinina, lo que confiere a los virus mutantes una ventaja selectiva en la, por otro lado, inmune población del huésped. Por ejemplo, a una variante aislada en 1947 se la designó como *H*1*N*1, para destacar un cambio mayor en la espícula *H*. Trabajos más recientes, sin embargo, han venido a demostrar que estos dos virus en particular (los *H*0*N*1 y *H*1*N*1) pertenecen al mismo tipo.

A partir de 1933, el primer cambio importante (salto antigénico) se registró en 1957, cuando una nueva cepa pandémica hizo su aparición. Este virus fue el primero de las cepas asiáticas, y tanto los antígenos de superficie *H* como los *N* eran absolutamente distintos de los de cepas anteriores. Los antígenos espiculares de superficie recibieron el nombre de *H*2*N*2, para indicar que eran diferentes del virus precedente *H*1*N*1. El virus asiático sufrió cambios antigénicos hasta 1968, fecha en que apareció el subtipo Hong Kong. El virus Hong Kong poseía una nueva espícula *H*, pero la *N* seguía siendo la misma que la de la cepa asiática; por ello se designó a este virus *H*3*N*2. Desde entonces, el virus Hong Kong ha ido sufriendo varios cambios antigénicos, dando así las variantes conocidas como cepas Inglaterra, Port Chalmers, Escocia y Victoria, según el área geográfica en que por primera vez fueron aisladas.

Una vez aparecido un nuevo virus gripal en el hombre, la cepa precedente desaparece casi completamente de la población humana. Así, en 1977, mientras la variante Victoria, del grupo Hong Kong, o *H*3*N*2, todavía circulaba entre humanos, los anteriores grupos de virus

MUTACION
PORCION DEL SEGMENTO DE ARN DEL VIRUS GRIPAL QUE CODIFICA LA HEMAGLUTININA CONTENIENDO UNA MUTACION PUNTUAL
... U C G A C A C U U G C G ...
TRANSCRIPCION
SEGMENTO COMPLEMENTARIO DE ARN CON "ERROR" DE UN SOLO NUCLEOTIDO
... A G C U G U G A A C G C ...
TRADUCCION
CADENA POLIPEPTIDICA CON UN AMINOACIDO "EQUIVOCADO"
... Ser Cis Gli Arg ...
PLEGAMIENTO DE LA CADENA POLIPEPTIDICA PARA FORMAR LA MOLECULA DE HEMAGLUTININA
MOLECULA DE HEMAGLUTININA ALTERADA

EL CAMBIO ANTIGENICO, uno de los dos tipos de variación antigénica que exhiben los virus gripales en sus principales antígenos *H* y *N*, consiste en una serie de alteraciones genéticas menores dentro de un grupo de cepas similares. Una de estas alteraciones está aquí representada. La pequeña parte de un segmento de ARN viral que se ve arriba contiene la información genética que codifica la molécula de hemaglutinina; el segmento contiene una mutación puntual *(color)*. El ARN, representado esquemáticamente como una ristra de cuentas con letras, es en realidad una cadena de nucleótidos, cada uno de los cuales está formado por un azúcar ribosa, un grupo fosfato y una de las cuatro bases orgánicas: adenina *(A)*, uracilo *(U)*, guanina *(G)* y citosina *(C)*. El ARN viral es copiado por la polimerasa del virion, formándose una cadena ARN complementaria, apareándose *A* generalmente con *U*, y *G* con *C*. En este caso, sin embargo, se ha cometido un "error": la *C* mutante se aparea con una *G*. Como resultado de esto, el "triplete" de tres letras que codifica un aminoácido específico inserta un aminoácido "equivocado" en la cadena polipeptídica de la proteína *H*. El nuevo aminoácido puede interferir a su vez en el plegamiento de la cadena polipeptídica o puede situarse en la región antigénica de la molécula, produciendo una variante antigénica menor que no puede ser neutralizada por los anticuerpos contra el virus gripal primitivo.

de los años 1957-68, llamados *H2N2*, y de 1933-57 (*H0N1* y *H1N1*), ya no se encontraban más en el hombre.

¿Por qué pandemias?

Desde 1918 ha habido varias pandemias, pero ninguna se ha acercado en gravedad a la pandemia de 1918. Entre tanto, diversas epidemias localizadas, relativamente benignas, se han mezclado intercurrentemente con las pandemias. En términos epidemiológicos, estas situaciones se caracterizan por oleadas de la enfermedad entre la población humana; se atribuyen al hecho de que las cepas precedentes a las que la población ha sido expuesta no han dejado protección inmunológica.

Las cepas variantes dentro de cada subtipo antigénico están estrechamente relacionadas, aunque el alcance del cambio (dentro de un subtipo como el *H2* o *H3*, por ejemplo) puede ser bastante amplia. Por ello, una vacuna preparada a partir de una de las primeras cepas *H3* (aparecida, digamos, en 1968) no protege tan bien como otra preparada a partir de una cepa posterior (por ejemplo, que se hubiera manifestado en 1975). Por esta razón, los virus aislados a partir de pacientes con gripe humana, sobre todo después de un brote de la enfermedad clínica, son sometidos continuamente a un análisis antigénico, con el fin de que siempre haya vacunas disponibles con la nueva cepa incorporada.

Una explicación razonable de este cambio antigénico es que éste ocurre como consecuencia de una selección inmunológica de un mutante espontáneo que no es neutralizado por los anticuerpos contra la cepa anterior. Este proceso se ha explicado en términos de presión inmunológica, para señalar el hecho de la neutralización a cargo de un anticuerpo específico de partículas virales,favoreciendo de este modo la selección de las formas mutantes. En el laboratorio, puede demostrarse fácilmente el cambio antigénico, haciendo uso de la selección inmunológica contra la cepa anterior. Esto es lo que consiguieron Burnet, Alik Isaacs (el descubridor, junto con Jean Lindemann, del inhibidor viral conocido como interferón) y sus colaboradores, por primera vez, en 1949, en huevos de pollo que contenían embriones en desarrollo. Mezclaron una cepa de virus gripal con su antisuero específico y luego inocularon la mezcla en el saco alantoideo de los huevos embrionarios. El antisuero neutralizó todo el virus, excepto una forma mutante, que se constituyó así, tras sucesivos subcultivos en el huevo, en el virus predominante.

En la replicación vírica, como en toda multiplicación microbiana, los mutantes aparecen con una frecuencia de uno por millón, aproximadamente, dependiendo de la cepa del virus y de las condiciones de cultivo. Se cree que estos mutantes del virus gripal son "mutaciones puntuales", en el sentido de que sólo resulta afectado un nucleótido, elemento básico para la construcción del ARN. La traducción de este ARN, que contiene su código alterado, da como resultado una molécula de proteína *H*, con uno de los aminoácidos integrantes asimismo alterados.

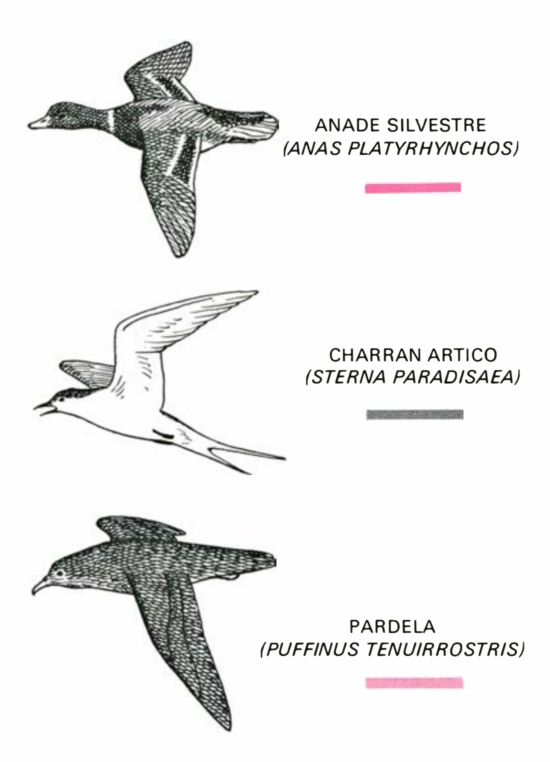
Por otra parte, el salto antigénico constituye un cambio mucho más radical en la composición de la molécula del ARN, llegando a implicar probablemente la recombinación de distintos segmentos de ARN, cada uno de los cuales representa un gen, o sea, miles de nucleótidos en secuencia. No parece que el fenómeno del salto antigénico ocurra simplemente por mutación y selección a partir de la presión inmunológica. Menos probable todavía resulta la posibilidad de un doble salto en los dos antígenos mayores, *H* y *N*, evidenciado en la cepa asiática de 1957 (de *H1N1* a *H2N2*), como resultado de una mutación, o incluso recombinación, de cepas hasta entonces existentes sólo en la población humana. Los motivos que nos inducen a dudar de tal hipótesis, que todavía mantienen algunos virólogos y epidemiólogos, se harán evidentes más abajo.

La gripe en los animales

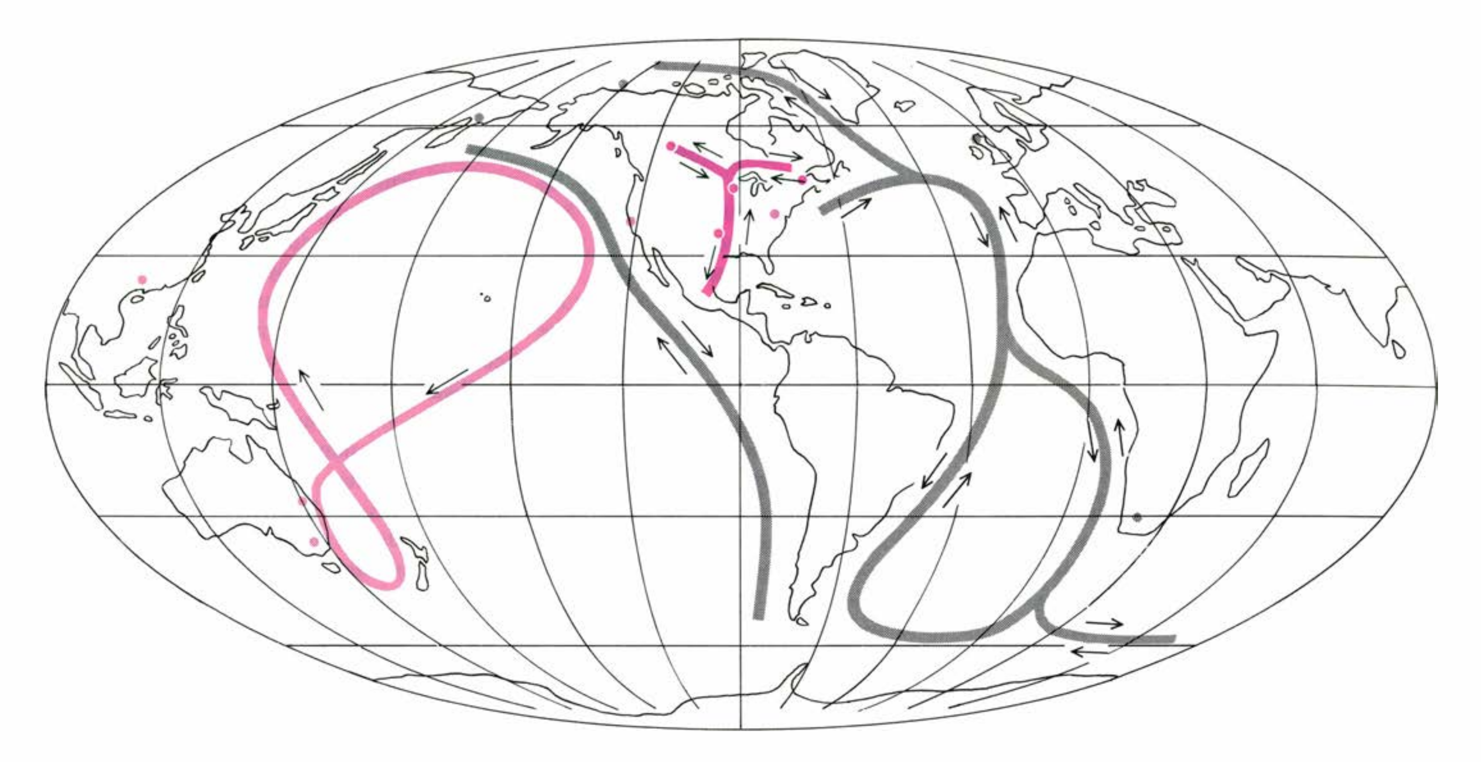
Hasta 1955, se desconocía que, aparte del cerdo y ciertas especies de experimentación en el laboratorio, hubiera animales que fueran susceptibles a la inoculación de virus de la gripe. A comienzos de ese año, la comprobación de que los virus causantes de la gripe en los caballos, patos y otros animales pertenecían al mismo grupo del virus de la gripe humana *A* despertó cierto interés por dicha infección. En el mes de julio de 1957, a poco de iniciarse una nueva pandemia de gripe asiática, y aprovechando una vaga referencia desde China que daba cuenta de la aparición, simultánea con la humana, de brotes de gripe en los cerdos, uno de nosotros (Kaplan),que a la sazón era miembro del equipo de la Organización Mundial de la Salud (OMS), tomó a su cargo explorar la intrigante posibilidad de que la cepa humana pudiera haber surgido de un reservorio animal.

Bajo los auspicios de la OMS, se inició a nivel mundial un estudio de cerdos y caballos, para determinar el estado de la infección gripal en estos animales, antes y después de que la pandemia atacara a las poblaciones animales locales. En 1958, Chu Chi-Ming, del Instituto Nacional de Vacunas y Sueros de Changchun, describió los caracteres epidemiológicos de la epidemia de 1957 en China, y situó su origen, a principios del mes de febrero de 1957, en el área occidental de Kweichow y oriental de Yunnan. También él pensó que el carácter radicalmente diferente de la nueva cepa de 1957, con respecto a la hasta entonces prevalente, sugería un reservorio animal como origen de la nueva cepa.

Desde el mes de julio de 1957, la OMS ha estimulado y coordinado los estudios sobre la gripe animal en diferentes lugares del mundo, con el fin de aclarar el papel de los animales en la epidemiología de la gripe humana. Gran parte de la información que se presenta aquí procede de dichos estudios. Los fines perseguidos en estos estudios fueron determinar (1) si los animales inferiores tienen alguna importancia, como origen primario de los componentes antigénicos mayores de los virus de la gripe *A* que causan las pandemias recurrentes en el hombre, y (2) si resulta que la tienen,



LAS AVES MIGRATORIAS pueden tener un papel importante en la difusión de nuevas cepas de virus gripales entre otras especies de animales. Las pautas migratorias de tres de estas especies de aves, conocidas por tener virus gripales asociados a ellas, se indican en este mapa del mundo. Los virus de la gripe, que llevan los antígenos de superficie designados por *Hav6N2*



se han aislado en estos últimos años a partir de los ánades silvestres *(Anas platyrhynchos)* **en la provincia canadiense de Alberta, y de las mismas especies durante sus migraciones, en Wisconsin y Arkansas; un virus idéntico se aisló en 1965 en pavos de Massachusetts, en donde causó una ligera enfermedad respiratoria** *(trazos obscuros).* **De igual manera, los virus gripales designados por** ***Hav*****5*****Nav*****2, que se aislaron en 1961 a partir de charranes** *(Sterna hirundo),* **en Africa del Sur, y de otras especies de aves en la Unión Soviética oriental e islas cercanas a Alaska, están relacionados con un virus (*****Hav*****5*****N*****1), encontrado en 1959 en pollos domésticos de Escocia** *(trazos grises).* **La especie migratoria que se sabe que une esta área es el charrán ártico** *(Sterna paradisaea).* **Finalmente, un virus gripal aislado a partir de la pardela** *(Puffinus pacificus)* **en el Gran Atolón de Australia se ha hallado en pollos de Hong Kong, en pavos de California y en patos silvestres de Delaware** *(trazos claros).* **Una especie relacionada de pardela** *(Puffinus tenuirrostris)* **pudiera transmitir los virus a aves del litoral, y éstas a otras.**

averiguar si se debe a la aparición de una cepa animal ligeramente alterada, con capacidad de extenderse al hombre, o porque se den en la naturaleza recombinaciones entre cepas animales y humanas, conducentes a la aparición de una nueva cepa, o bien por ambas cosas a la vez.

La gripe en los cerdos

En 1941, Shope describió un ciclo biológico muy complejo de la gripe porcina, que creyó representaba el curso natural de la enfermedad en el cerdo. El ciclo de infección implicaba al gusano parásito de los pulmones del cerdo *(Metastrongylus apri),* la lombriz de tierra vulgar *(Lumbricus terrestris),* más un factor desencadenante, como un enfriamiento brusco del tiempo, y todo a su vez coincidiendo con la infección por el bacilo de Pfeiffer en su variedad porcina. El ciclo descrito por Shope, cerdo-parásito pulmonar-lombriz de tierra-cerdo, fue confirmado más tarde experimentalmente por otros investigadores. Una hipótesis análoga, la de un virus ampliamente diseminado en el hombre, en espera de un episodio desencadenante, resulta todavía atractiva para algunos epidemiólogos.

Observaciones posteriores han demostrado que el complejo ciclo biológico de Shope no es necesario como reservorio intermedio de la gripe porcina. Mediada la década de 1960, el grupo de Dionyz Blaškovič, en el que trabajaba uno de nosotros (Kaplan), llevó a cabo una serie de experimentos de transmisión en cerdos, en el Instituto de Virología de la Academia Checoslovaca de Ciencias de Bratislava. Este grupo demostró que los animales libres de parásitos podían quedar infectados y transmitir a su vez la infección a otros cerdos en contacto con ellos, hasta tres meses después de la infección experimental. J. Mensik y colaboradores, en el Instituto de Investigación Veterinaria de Brno, dieron un paso adelante al demostrar la transmisión materno-fetal en animales libres de parásitos, hecho que ocasionaba la muerte de los cochinillos. Bernard C. Easterday y colaboradores, de la Universidad de Wisconsin, ampliaron estos hallazgos, estudiando la historia natural de la enfermedad en el Medio Oeste de los Estados Unidos y otras partes del país.

Es un hecho demostrado en la actualidad que la gripe porcina de aparición natural afecta a los cerdos en todos los estados de la Confederación, y que se puede descubrir el virus, a partir de diferentes animales, durante todos los meses del año. Aunque las manifestaciones clínicas de la enfermedad se observan principalmente en otoño e invierno en la parte central del norte de los Estados Unidos, es evidente que el virus está circulando entre las piaras durante todo el año. El virus de la gripe porcina (designado por *Hsw*1*N*1) ha sido aislado en cerdos de Gran Bretaña, Checoslovaquia, Kenia, Polonia, la Unión Soviética, Hong Kong, Italia y Alemania Federal, pero la enfermedad clínica sólo se ha observado esporádicamente en estos países.

El análisis de cerdos en muchos países, antes y después de la pandemia de 1968 del virus Hong Kong (*H*3*N*2) en el hombre, demostró claramente el paso de esa cepa del virus del hombre al cerdo. Las cepas *H*3*N*2, que han sufrido cambios antigénicos en el hombre desde 1968, también han sido aisladas en el cerdo, la más reciente de las cuales (*A*/Victoria/75) se halló en cerdos de Hong Kong y de los Estados Unidos en 1976. (La cepa Hong Kong de 1968 también se aisló en perros de los Estados Unidos y la Unión Soviética; ha causado la enfermedad en pollos en la península rusa de Kamchatka de la Unión Soviética y en terneras de la región central soviéti-

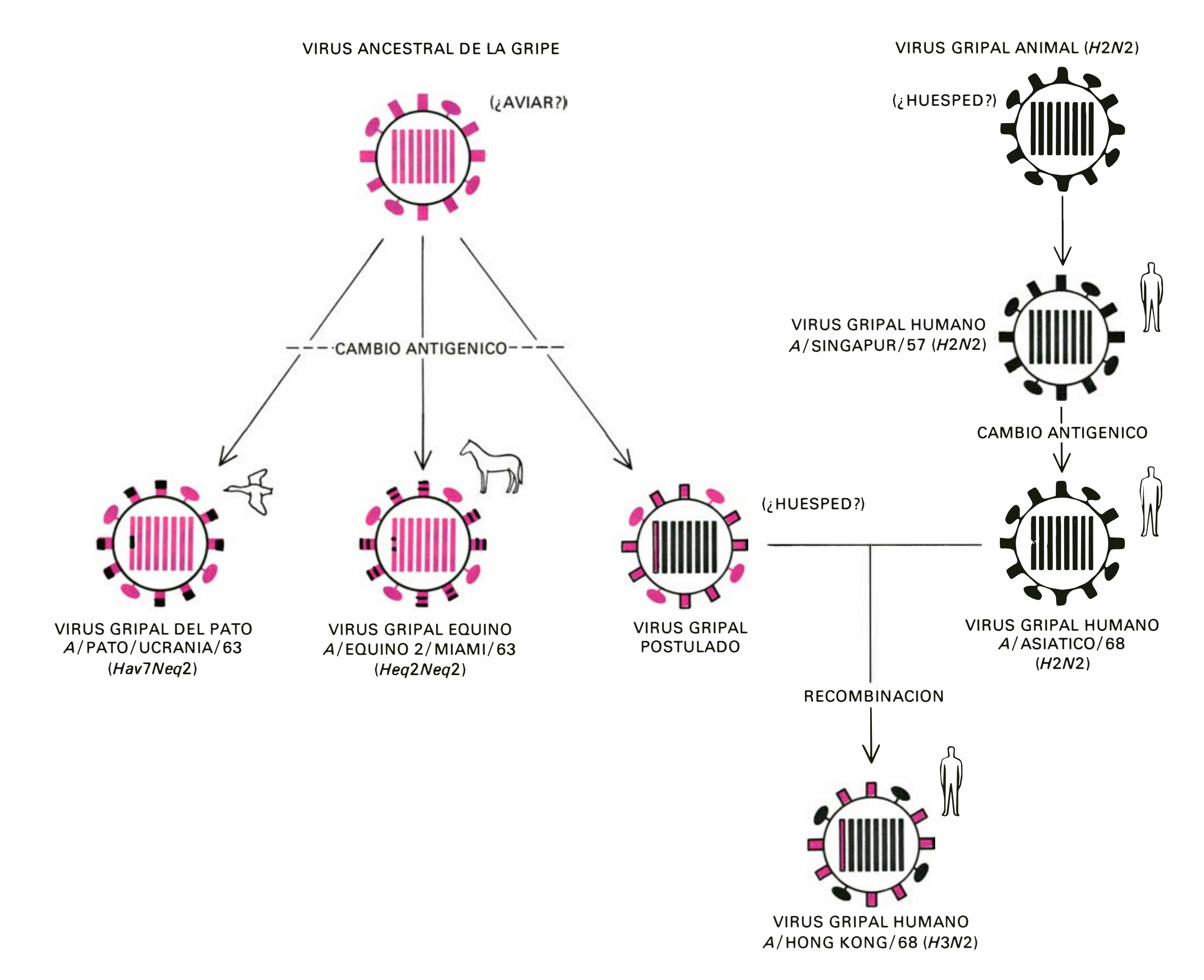
ca. Se demostró que la cepa aislada en terneras causaba la enfermedad respiratoria aguda en terneras de experimentación en Plum Island, en donde se encuentran las dependencias para aislamientos que el Departamento de Agricultura estadounidense posee en Long Island. Por causas que se desconocen, no se han podido observar infecciones naturales de pollos y terneras con las cepas Hong Kong del virus en otros lugares que no sean los descritos.)

El incidente de Fort Dix

En el mes de enero de 1976, la cepa porcina *Hsw*1*N*1, idéntica a las encontradas en cerdos en otras partes de los Estados Unidos a lo largo de los últimos años, fue aislada a partir de un soldado que murió de gripe en Fort Dix. Esta cepa se descubrió también a partir de otros cinco casos de gripe entre el personal de servicio en Fort Dix, aunque, al mismo tiempo, otra gripe causada por la cepa *A*/Victoria/75 infectaba por su parte a las tropas del campamento. Las investigaciones serológicas pusieron de manifiesto que la cepa porcina de Fort Dix había infectado a unas 500 personas en dicho acuartelamiento, pero no parecía haberse extendido más.

Anteriormente a estos hechos, la infección humana con el *Hsw*1*N*1 sólo se había observado en 1961 en un granjero de Checoslovaquia, y, en 1974, en un muchacho campesino de Minnesota que murió de enfermedad de Hodgkin (enfermedad que inhibe el sistema de protección inmunológica, de forma que el virus porcino sólo sería, a buen seguro, una infección concomitante). Sin embargo, justo antes del episodio de Fort Dix, se pudo detectar una infección por *Hsw*1*N*1 en un niño de ocho años y otros miembros de su familia, en Wisconsin, en el otoño de 1975, coincidiendo con un brote de gripe porcina en cerdos, en la misma granja. Desde el mes de febrero de 1976, la infección humana con *Hsw*1*N*1 se ha detectado por aislamiento del virus a partir de personas enfermas en dos granjas de Wisconsin y una en Minnesota, en donde también coexistía la infección porcina.

Parece probable que la transmisión cerdo a hombre ha ocurrido muchas veces, pero no se ha detectado con los análisis virológicos y epidemiológicos de rutina. Afortunadamente, estas infecciones dan la impresión de haberse limitado a sí mismas. En vista de la relación del virus *Hsw*1*N*1 con la supuesta cepa de la pandemia de 1918, no es de extrañar, sin embargo, la gran preocupación de las autoridades sanitarias por el incidente de Fort Dix. Siempre quedaba la posibilidad de que, si la cepa de 1976 hubiera adquirido la capacidad de exten-



ESQUEMA DEL ORIGEN propuesto para la cepa del virus gripal humano Hong Kong 1968. Según la hipótesis que defienden los autores, un virus gripal ancestral (posiblemente aviar) dio lugar a una serie relacionada de virus animales, entre los que se incluían un virus aislado de caballos en Miami en 1963, y otro aislado de patos, en Ucrania, en el mismo año. Cinco años después, otro virus perteneciente a esta familia, relacionado tanto con la cepa equina como con la del pato, se recombinó con la cepa de virus humano *H*2*N*2 por entonces prevalente en Asia, dando lugar a la cepa Hong Kong o *H*3*N*2. Así, la nueva cepa humana adquirió el gen de la hemaglutinina (*H*3) de la cepa animal intermedia candidata, y retuvo de la cepa humana asiática los de la neuraminidasa (*N*2) y los requeridos para causar la enfermedad en los seres humanos.

derse en la población humana, unida a su carácter de virulencia, pudiera haber producido como resultado una pandemia como la de 1918.

Parece natural preguntarse si la cepa pandémica de 1918 surgió de los cerdos (o de algún otro reservorio animal) o si, más bien, infectó a los mismos por primera vez ese año, como mantenían los veterinarios del Medio Oeste por aquel tiempo. Puede que esa pregunta nunca encuentre respuesta, pero la hipótesis de la aparición en el cerdo, para pasar al hombre, se ve reforzada por la epidemia de Fort Dix y las otras infecciones humanas antes citadas. También encuentra apoyo en el carácter localizado de la gripe porcina en Estados Unidos, situación que indica la existencia de un ciclo largo tiempo establecido, y una equilibrada relación huésped-parásito en una población animal.

Resulta particularmente intrigante que la agrupación de casos de gripe humana, observados con precisión por primera vez en el mes de marzo de 1918, ocurriera en Fort Riley, y que este campamento, abarrotado de reclutas, se nutriera en gran parte con jóvenes granjeros procedentes de estados del Oeste Medio. Es muy posible que un hecho similar (la transmisión del virus porcino al hombre) hubiera ocurrido en Fort Dix en 1976, difiriendo sólo en que el virus de 1918, de alguna manera, adquirió la capacidad de diseminarse ampliamente y, lo que es más grave, de hacerse extremadamente virulento, propiedades estas que no cabe describir todavía a nivel biológico o molecular.

La gripe en caballos y aves

La gripe equina está ampliamente diseminada por el mundo y origina muchos problemas en caballos de carrera y de monta. Hasta que no se aisló el virus gripal equino en 1956, el término gripe se aplicaba indiscriminadamente a diversas enfermedades, que hoy sabemos pueden venir causadas por diferentes agentes. En el siglo XIX se describieron muchos brotes de "gripe equina", y se relacionaron con epidemias humanas, pero los conocimientos actuales indican que las dos cepas de gripe equina ahora prevalentes, la *Heq*1*Neq*1 y *Heq*2*Neq*2, no son demasiado infecciosas para el hombre. Ambas cepas pueden coincidir a la hora de causar enfermedad en el mismo establo, pero lo habitual es encontrar sólo una cepa en un momento dado.

Especialmente interesantes se muestran los resultados de los análisis realizados en años recientes con el suero sanguíneo obtenido de personas que vivían en 1889. Estos análisis indican que una cepa que tenía por un lado el antígeno *H*, estrechamente relacionado con el antígeno Hong Kong de 1968 (*H*3), y, por otro, el antígeno *N* de la segunda cepa equina, infectaba a la gente por aquel tiempo. Este antígeno *Heq*2 se identificó por primera vez en una cepa del virus gripal obtenido a partir de caballos de carreras, en un brote de la enfermedad en Miami en 1963. También está relacionado con un antígeno *H* aviar (*Hav*7), aislado de un pato de Ucrania en 1963, cinco años antes de que el antígeno *H*3 apareciese en la pandemia humana de 1968.

Otro hecho curioso es que en la década de 1960 se detectaron anticuerpos *Heq*2 en el suero de caballos de Mongolia, población animal aislada que no tiene contacto con caballos de otros países. Todavía está rodeado de misterio el problema de cómo una infección equina, que parece llevar largo tiempo establecida en Mongolia, pueda haber llegado hasta Miami. Una posible explicación reside, quizás, en su transporte por aves migratorias.

Una vez identificado en 1955 el virus causante de la peste aviar, como perteneciente al tipo de la gripe humana *A*, cientos de virus gripales se han aislado a partir de una amplia variedad de especies de aves domésticas o salvajes. Se han agrupado en nueve subtipos diferentes *H* (*Hav*) y seis subtipos *N* (*Nav*), algunos de los cuales son los antígenos principales *H* y *N* relacionados con las cepas humanas.

La gripe aviar varía desde infecciones muy letales en pollos y pavos hasta infecciones inaparentes en éstas y otras especies de aves que albergan las mismas cepas. Patos domésticos y codornices manifiestan a menudo la infección gripal con tos, estornudos e hinchazón en torno al pico, siendo la mortalidad variable. Las especies salvajes y la mayoría de las aves de corral no muestran, o apenas lo hacen, signos de enfermedad.

Merece destacarse la amplia difusión de la infección gripal en algunas especies de aves migratorias. Por ejemplo, Easterday y colaboradores han tomado muestras de varias especies migratorias de patos, a lo largo de la ruta migratoria del alto Mississippi, y han encontrado virus hasta en un 30 por ciento de las muestras. Estudios similares en crías de ánades silvestres, llevados a cabo por Virginia Hinshaw y colaboradores en Canadá, han demostrado una incidencia del virus gripal del 25 por ciento de las muestras tomadas de la cloaca de las aves. El virus gripal ha sido aislado de mergos por el grupo inglés de Geoffrey Schild, trabajando en las islas de la costa de Noruega, y de las pardelas del Gran Atolón australiano por Graeme Laver, de Australia. D. K. Lvov y colaboradores, del Instituto D. I. Ivanovsky de Virología de Moscú, han aislado numerosas cepas a partir de una gran variedad de aves salvajes, durante diversas expediciones a numerosos lugares de la Unión Soviética.

Las aves migratorias salvajes son, probablemente, las responsables de la difusión por todo el mundo de los virus de la gripe aviar, y también puede que actúen como origen de los virus que dan lugar a brotes esporádicos de infección gripal en las aves domésticas. Por ejemplo, un virus gripal aislado de pollos en Escocia en 1959 se relaciona, por su antígeno de superficie *H*, con un virus encontrado en el charrán común *(Sterna hirundo)* en Africa del Sur en 1961. A su vez, se detectaron anticuerpos contra el virus del charrán sudafricano en aves salvajes en la costa del Pacífico de la Unión Soviética en 1971; recientemente, Easterday ha aislado el mismo virus a partir de aves atrapadas en Alaska. Diversas especies de aves pueden estar implicadas en la difusión más localizada de este virus, pero el charrán ártico es el único pájaro migratorio que se sepa que une estas zonas.

De un modo semejante, un virus gripal aislado a partir de las pardelas *(Puffinus pacificus)* del Gran Atolón de Australia se ha registrado en pavos domésticos de California (en donde ocasionó una clara enfermedad respiratoria), en ánades negros salvajes de la ruta migratoria atlántica en Delaware y en pollos domésticos de Hong Kong. La única ave que se sabe que emigra a lo largo de estas regiones es la pardela de cola recortada *(Puffinus tenuirrostris)*. Sin embargo, esta especie es exclusivamente oceánica, de manera que si está implicada en la transmisión de los virus gripales es por entrar en contacto con otras aves, quienes a su vez transportan los virus tierra adentro.

Otro ejemplo de la transmisión de los virus de la gripe a través de aves migratorias puede observarse en los ánades silvestres de Norteamérica. Un virus gripal, encontrado en pavos domésticos con enfermedad respiratoria en Massachusetts en 1965, se ha aislado desde entonces en ánades silvestres migratorias de Canadá, Wisconsin y Arkansas. En el ánade silvestre, el virus no causa signo alguno de enfermedad.

La posibilidad de que los virus gripales se transmitan de las aves salvajes a las domésticas y, eventualmente, a mamíferos, entre ellos el hombre, parece en

	ESPECIES HUESPEDES (LUGAR Y AÑO POR PRIMERA VEZ AISLADOS)	ANTIGENOS DE LA CUBIERTA *H*		*N*
HOMBRE	*A*/INGLATERRA/33	0		1
	A/AUSTRALIA/46	1		1
	A/SINGAPUR/57	2		2
	A/HONG KONG/68	3		2
	A/NEW JERSEY/76	1	(0 1)	1
CERDO	*A*/CERDO/IOWA/30	1	(0 1)	1
	A/CERDO/TAIWAN/70	3		2
EQUINO	*A*/EQUINO/PRAGA/56	1	(1)	1
	A/EQUINO 2/MIAMI/63	2	(3)	2
AVIAR	*A*/POLLOS/ROSTOCK/02	1		1
	A/POLLOS/ESCOCIA/59	5	(0 1)	1
	A/CHARRAN/AFRICA DEL SUR/61	0	(0 1)	2
	A/PATO/UCRANIA/63	7	(3)	2
	A/PAVO/MASSACHUSETTS/65	6		2
	A/PAVO/WISCONSIN/66	0		2
	A/PATO/ITALIA/66	2		2
	A/PATO/ALEMANIA FEDERAL/68	6		1
	A/POLLOS/KAMCHATKA/71	3		2
	A/PATO/REP. DEM. ALEMANA/73	2		6
	A/PATO/ALEMANIA FEDERAL/73	2		2
	A/PARDELA/NORUEGA/73	2		2

SE HAN PODIDO ESTABLECER RELACIONES entre las cepas del virus gripal *A* aislado a partir de varias especies, incluido el hombre, por medio de análisis del suero sanguíneo completado con otras pruebas, diseñadas para detectar anticuerpos contra las proteínas antigénicas más importantes del virion de la gripe: hemaglutinina, neuraminidasa y ribonucleoproteína. El virus de la gripe aislado a partir del hombre en 1957 (*A*/Singapur/57), por ejemplo, posee un antígeno hemaglutinina (*H*) similar a un virus gripal, aislado en patos de Alemania Oriental en 1973, mientras que la neuraminidasa (*N*) del virus gripal aislado en el hombre en 1957 es semejante a la neuraminidasa del virus aislado en pavos de Massachusetts, en 1965. La tabla muestra que cada uno de los antígenos de los virus gripales del hombre puede encontrarse en los virus de la gripe de animales inferiores. Recientemente, los análisis bioquímicos de proteínas aisladas y de segmentos de ARN han servido para mejorar considerablemente la exactitud de estas comparaciones entre componentes derivados de los diferentes virus. La exactitud de las comparaciones se está todavía reforzando, gracias a los trabajos en curso sobre la estructura de los aminoácidos de ciertas moléculas, en especial de la hemaglutinina. Esta tabla, basada en análisis serológicos de los antígenos *H* y *N*, demuestra que el antígeno *H* es más variable, y que exhibe un cambio antigénico mucho mayor que el antígeno *N*. Por ejemplo, el antígeno *H* de los virus de cepas humanas Hong Kong 1968 (*A*/Hong Kong/68) y el de la cepa porcina de Iowa 1930 (A/porcina/Iowa/30) han cambiado notablemente, en tanto que los antígenos *N* han permanecido más estables. La cepa *A*/New Jersey/76 aislada a partir de soldados en Fort Dix, y más adelante encontrada en granjeros de otros varios estados, es idéntica a las numerosas cepas aisladas a partir de cerdos en todos los Estados Unidos a lo largo del mismo periodo. Las cepas porcinas, han variado desde la cepa *A*/porcina/Iowa/30. Los antígenos que llevan el mismo número indican identidad o casi identidad. (Los que están entre paréntesis representan relaciones muy próximas.)

principio poco probable, especialmente si la transmisión es sólo por la vía respiratoria. Estudios recientes de uno de nosotros (Webster) han demostrado, sin embargo, que muchos de los virus gripales de los patos se multiplican en las células que revisten el tracto intestinal y se vierten al agua en altas concentraciones. Estos virus pueden persistir viables durante cuatro semanas por lo menos, en agua a baja temperatura (cuatro grados Celsius) y cinco días en el agua a temperatura ambiente (20 grados). Parece lógico deducir que la gripe es una infección transportada por el agua, por lo menos entre las especies aviares, y que la infección desde los ánades silvestres a los animales domésticos, e incluso quizás al hombre, se ve facilitada por el agua no tratada.

Hasta ahora, sin embargo, sólo hay constancia de un caso concreto de infección humana con una cepa de gripe aviar (peste aviar).

En conclusión, parece razonable pensar que, desde el punto de vista de la evolución, la familia de los virus gripales se originó en el reino de las aves, grupo animal de unos 100 millones de años de antigüedad, y que ahora parece convivir en razonable armonía con sus virus gripales.

El origen de las cepas pandémicas humanas

En la actualidad, se dispone de al menos tres posibles explicaciones del origen de las cepas pandémicas de los virus gripales del hombre: (1) Un virus gripal humano se recombina con otro gripal de animales inferiores y adquiere una proteína de superficie totalmente nueva, a la vez que retiene la capacidad de infectar al hombre: (2) un virus gripal de animales inferiores se transmite al hombre, y adquiere la capacidad de enfermarlo, y (3) las cepas humanas ya existentes sufren por mutación cambios múltiples y rápidos, dando lugar a antígenos de superficie distintos de las cepas anteriores.

Creemos que existe una valiosa prueba para las dos primeras posibilidades, pero escasa o ninguna para la tercera. La prueba más convincente para el papel de la recombinación en el origen de una nueva cepa pandémica humana gripal nos la aportan los estudios de Laver y uno de nosotros (Webster) sobre la cepa Hong Kong, detectada por primera vez en el sudeste de China en 1968. Como hemos señalado, la cepa Hong Kong adquirió una nueva espícula de superficie *H*, designada por *H*3, pero reteniendo, a la vez, el antígeno anterior *N*2 y la capacidad de causar enfermedad en el

hombre. Los estudios inmunológicos y bioquímicos sugieren que la secuencia de aminoácidos de las cadenas de polipéptidos que constituyen la espícula *H* Hong Kong (1968) es totalmente diferente de la secuencia de las cadenas que forman la espícula de la familia asiática (1957) de los virus gripales. También indican estos estudios que la molécula *H* de la cepa Hong Kong se halla estrechamente relacionada con la molécula *H* de los virus gripales aislados en 1963, a partir de patos de Ucrania, y con la molécula *H* de los virus equinos (*Heq*2*Neq*2), aislados en el mismo año a partir de caballos de Miami. Esta prueba, unida a la demostración experimental de que dos virus distintos de la gripe *A* pueden recombinarse cuando se les introduce simultáneamente en el mismo animal, apoya la primera posibilidad arriba expuesta de que un virus gripal humano se recombine con un virus gripal de animales inferiores y adquiera, como consecuencia, una proteína de superficie completamente nueva. Hay que hacer hincapié, con todo, en que la prueba es circunstancial, ya que la misma cepa Hong Kong en sí no fue aislada a partir de los animales antes de serlo a partir del hombre. Antes de poder estar seguros del origen de estos virus es necesario comparar las otras proteínas virales de las cepas gripales del hombre, del pato y del caballo, así como estudiar la secuencia del ARN de estos virus. En la actualidad se está trabajando activamente en varios laboratorios siguiendo esta línea de investigación.

La prueba para la segunda posibilidad, la transmisión directa de los virus gripales de los animales inferiores al hombre, proviene del reciente aislamiento del virus de la gripe porcina, en el episodio de Fort Dix, y de cerdos y el hombre, en tres ocasiones, en las mismas granjas, en Wisconsin y Minnesota entre 1974 y 1976. Estos últimos incidentes aportan la primera prueba inequívoca de la transmisión directa de los virus de la gripe porcina al hombre. También es posible que la cepa asiática (*H*2*N*2) surgiera, en 1957, de los animales; hasta ahora, sin embargo, los antígenos *H*2 y *N*2 han sido hallados sólo en diversos virus gripales animales, aislados con posterioridad a 1957. Este hecho, por supuesto, no excluye la posibilidad de la transmisión directa, en aquel tiempo, de un virus de los animales al hombre, ya que los estudios de la gripe en animales se iniciaron por la OMS sólo a partir de 1957. En cuanto a la tercera posibilidad, la de los múltiples cambios rápidos por mutación de una cepa humana para producir un virus que sea radicalmente diferente en las espículas de su superficie, carecemos absolutamente de pruebas en este momento, aunque no se pueda descartar esta hipótesis como posible explicación.

Previendo futuras pandemias

Así las cosas, la información de que disponemos indica que los saltos antigénicos que dan lugar a cepas pandémicas del virus gripal pueden ser consecuencia, o bien de recombinación, o bien de la transmisión directa del virus a partir de los animales. El criterio definitivo para que un virus gripal sea capaz de producir una pandemia es que debe poseer la doble capacidad de pasar fácilmente de hombre a hombre y de causar enfermedad. Las pandemias se explican fácilmente mediante el fenómeno de recombinación entre un virus gripal, surgido de (o contenido en) un reservorio animal, y un virus que esté ya en el hombre, con la subsiguiente adquisición de nuevas proteínas especulares de superficie, y la retención, por otra parte, de los genes responsables de la difusión y producción de la enfermedad. En el momento actual, desconocemos cuál de las ocho combinaciones de genes del virus gripal determina la transmisibilidad. Es casi seguro que la virulencia es poligénica (requiere dos o más segmentos de ARN). Parece deducirse de aquí que los virus de la gripe porcina que aparecieron en el hombre en 1976 carecían de las propiedades necesarias para convertirse en una cepa pandémica en el hombre, pero a nivel de gen todavía no podemos explicar la razón de ello.

Las vacunas contra la gripe son, en la actualidad, sólo parcialmente eficaces a la hora de prevenir la enfermedad en los seres humanos, y no limitan la amplia diseminación de la gripe en epidemias y pandemias. Esta situación está en marcado contraste con la de la viruela, que posee una serie muy especial de caracteres epidemiológicos, cuales son las ausencia de reservorios animales importantes y la existencia de inmunidad de larga duración, tras una infección natural o por vacunación. Estas características permiten prevenir una extensa difusión de la enfermedad.

Aunque se pudiera mejorar, sensiblemente incluso, la eficacia de las actuales vacunas inactivadas, los inconvenientes de los laboriosos y costosos procesos de producción y los problemas de su aplicación masiva en un corto período de tiempo (como ocurrió en la reciente experiencia con la vacuna de la gripe porcina en los Estados Unidos) restringirían necesariamente el uso de las vacunas a unos pocos países privilegiados. Investigaciones en marcha en varios países, entre ellos Estados Unidos, Gran Bretaña, China y Rusia apuntan hacia el desarrollo de vacunas de virus vivos modificados, que puedan ser eficaces, seguras y genéticamente estables. Parece que este tipo de vacuna sería también barata y relativamente fácil de producir y administrar. La consecución de una combinación semejante de propiedades será un proceso arduo, en especial en lo concerniente a la seguridad y eficacia.

Siempre que se destaque un cambio antigénico de una cepa viral, y en todos los casos de salto antigénico, es esencial incorporar a la vacuna todos los antígenos nuevos que hayan aparecido. Esto supone procesos altamente especializados y laboriosos, e implica el transcurso necesario de varios meses antes de que existan vacunas disponibles en cantidad. También exige un programa de vigilancia global eficaz que permita avisar, de inmediato, de la aparición de nuevas cepas, actividad que está hoy día coordinada por la OMS.

La manera actual de producir la vacuna implica la recombinación de antígenos principales, *H* y *N*, con cepas que se multiplican a grandes concentraciones en embriones de pollo; el virus así obtenido se inactiva luego. Una medida prudente para el futuro sería preparar y guardar bajo refrigeración los recombinantes de las cepas dotadas de gran capacidad de multiplicación, con todos los nuevos antígenos *H* y *N* detectados en el hombre o animales. Si una nueva cepa llega a adquirir entonces características epidémicas, se podría producir rápidamente vacunas a partir de los recombinantes guardados en el "banco". Este es el enfoque que se está adoptando en algunos países, pero se ve complicado por el continuo descubrimiento de nuevos tipos antigénicos del virus gripal en animales, lo que indica la existencia de un amplio acervo de cepas virales.

Es imposible predecir el alcance de la continua amenaza que representa el amplio y no erradicable reservorio de virus gripales que existe en las especies de animales domésticos y en las aves. Hoy se hace imperioso ampliar nuestros conocimientos en el sentido de poder determinar si existen o no restricciones naturales a las combinaciones genéticas, o, en otras palabras, determinar si sólo algunas cepas del virus gripal pueden, según pronóstico, causar enfermedad en el hombre. Parece seguro que en el futuro habrá más pandemias de gripe, pero dado nuestro avanzado estado de conocimiento de la enfermedad y su ecología resulta poco probable que estos nuevos azotes lleguen a ser tan devastadores como lo fueron los de tiempos pasados.

La teoría retinex de la visión del color

Un sistema retina-córtex (retinex) puede tratar un color como un código para interpretar un informe tripartito de la retina, independiente del flujo de energía radiante si bien relacionado con la reflectancia de los objetos

Edwin H. Land

La tradición científica de simplificar las condiciones de un experimento nos ha dejado hasta hace poco sin una explicación satisfactoria de cómo el ojo ve los colores en nuestra vida diaria. Paradójicamente, la tecnología moderna de la fotografía en color ha reforzado la creencia de que los colores discernidos por Newton en el espectro son, con pocas reservas, los colores del mundo que nos rodea. Sabemos, por ejemplo, que si usamos una película en color de luz diurna para tomar una fotografía a la luz desprendida por una lámpara común de filamento de volframio, la fotografía saldrá con un fuerte matiz rojizo. Decimos entonces que esto se debe a que los rayos procedentes del filamento de volframio son demasiado "rojos", sin preguntarnos nunca cómo nosotros mismos podemos movernos constantemente dentro y fuera de mundos alumbrados con luz de volframio, sin experimentar cambio alguno en el color de objetos familiares: manzanas, limones, fresas, pan y caras humanas (cuyos tonos son tan difíciles de obtener correctamente en una pantalla de televisión).

¿Cómo se las ingenia, pues, el ojo para tratar el exceso de "rojo" en una habitación iluminada por luz de volframio? Tal como espero demostrar en este artículo, el ojo, al determinar un color, nunca percibe el exceso de rojo porque en su función no depende del flujo de energía radiante que le alcanza. El ojo ha evolucionado para ver el mundo en colores estáticos, al margen de una iluminación siempre imprevisible, cambiante y desigual. Durante años me he sentido fascinado por cómo consigue el ojo esta notable proeza.

En 1959, describí en un artículo una serie de experimentos, de acuerdo con los cuales una escena creada por la superposición de dos transparencias en blanco y negro, proyectada una a través de un filtro rojo y la otra proyectada sin filtro (esto es, con luz blanca) transmitía al ojo aproximadamente la gama de colores presente en la escena original (véase "Experiments in Color Vision", por Edwin H. Land; SIENTIFIC AMERICAN, mayo de 1959). Para producir tales imágenes en "rojo y blanco", la fotografía proyectada a través del filtro rojo se toma a través de un filtro rojo y la fotografía proyectada en luz blanca se obtiene a través de un filtro verde. Cabría esperar que la imagen superpuesta en la pantalla de proyección generase sólo el rojo, blanco y varias tonalidades de rosado. En realidad, lo que se ve es una fotografía notablemente similar al bodegón en color reproducido en la página opuesta. En la proyección fotográfica en rojo y blanco, los pimientos son verdes, los rábanos y las fresas rojos, la naranja de color naranja, el limón y los plátanos de amarillo pálido, la tabla de madera y el mango del cuchillo marrones y el dibujo del plato azul.

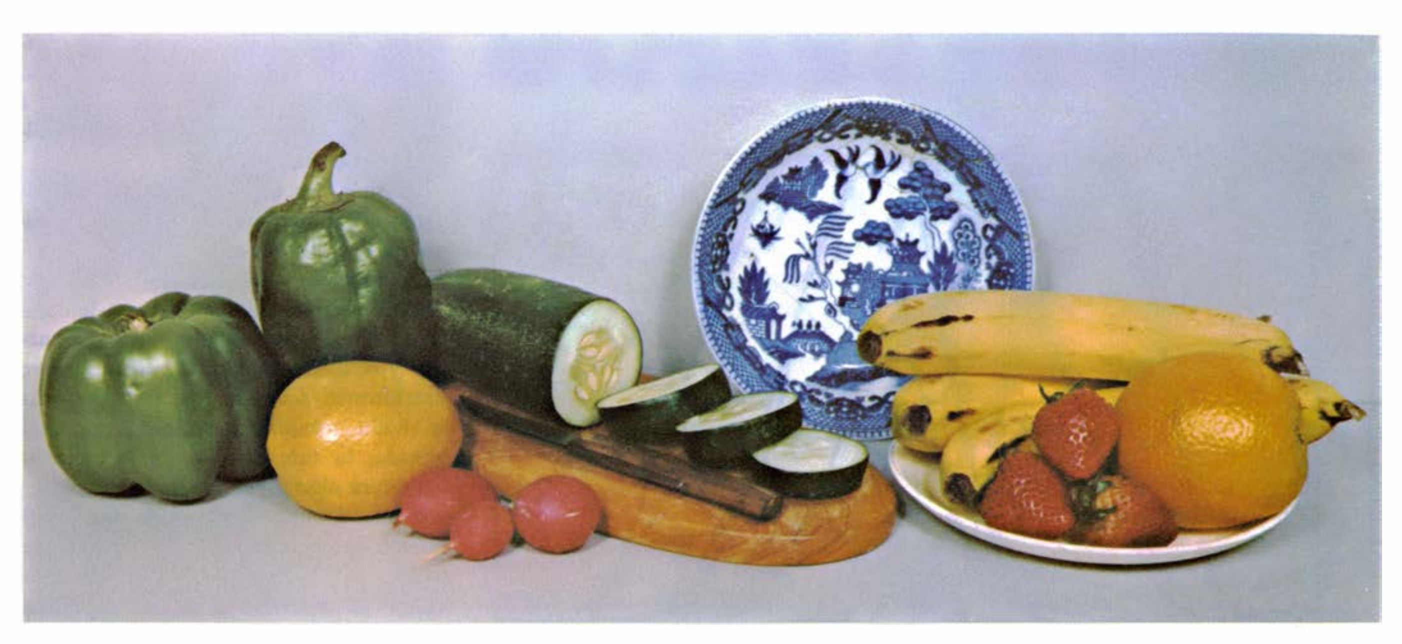
El reto presentado por nuestros experimentos iniciales en rojo y blanco nos llevó gradualmente, a lo largo de un período de más de 20 años, a esbozar una explicación de cómo el sistema visual puede extraer una información cromática fidedigna del mundo que nos rodea; un mundo en el cual cada escena prácticamente está iluminada de modo desigual; un mundo en el cual la composición espectral de la radiación incidente en una escena puede variar enormemente y en el cual una iluminación tan fugaz como el relampagueo de un "flash" basta para la identificación cabal del color. Si la naturaleza de las respuestas por parte de los fotorreceptores de la retina ocular se aproximara siquiera a lo que nos enseñaron a la mayoría de nosotros en el instituto, es decir, que funcionan primariamente como medidores de niveles de intensidad con máximos en tres partes distintas del espectro, estaríamos continuamente confundiendo un color con otro. Un objeto que apareciera amarillo en una parte de nuestro campo visual, podría aparecer verde, gris o incluso rojo, si se desplazara a otra parte del campo. Lo cierto es que los objetos retienen su identidad de color bajo una gran variedad de condiciones lumínicas. Esta constancia no es un efecto menor de segundo orden, sino algo tan fundamental como para requerir una nueva descripción de cómo vemos nosotros los colores.

Los pigmentos visuales son moléculas fotosensibles que responden a una amplia banda de frecuencias de luz. Los tres pigmentos de los conos cubren el espectro visible en tres amplias curvas que se superponen. El pigmento con un máximo de sensibilidad a una longitud de onda de 440 nanómetros responde en cierto grado a toda la mitad de baja frecuencia del espectro visible. Cada uno de los otros dos pigmentos responde a casi dos tercios del espectro visible, estando sus picos escasamente separados por 30 nanómetros, y con sus sensibilidades máximas localizadas a 535 y 565 nanómetros *(véase la ilustración superior de la página 66)*.

En este artículo los nombres de los colores –"rojo", "verde", "azul", etcétera– quedarán reservados para designar la sensación de color que tenemos cuando miramos el mundo que nos rodea. En resumen, sólo nuestros ojos pueden categorizar el color de los objetos; no así los espectrofotómetros. Cosa nada tri-

vial, ya que mucha gente, al ver alguno de nuestros experimentos por primera vez, identificarán algo como rojo o verde, pero luego preguntarán si sus ojos no están siendo objeto de una broma, "¿Cuál es realmente el color?". La respuesta es que el ojo no les está gastando ninguna mala jugada. Está funcionando exactamente como debe, con precisión involuntaria para ver colores estáticos en un mundo iluminado por flujos de energía radiante cambiantes e imprevisibles.

Puesto que creo que la mejor manera de abordar el estudio del color en imágenes plenamente coloreadas es a través del examen de imágenes completamente desprovistas de y libres de complicación por la experiencia del color, séame permitido describir esa experiencia con algún detalle. El sistema hipersensible basado en los bastones de la retina funciona a niveles lumínicos que son hasta mil veces más débiles que los sistemas basados en los conos, de suerte que podemos dar respuesta a la siguiente pregunta interesante: ¿Qué colores se verán cuando sólo se active el sistema de los conos? Un procedimiento consiste en colocarse un par de anteojos ceñidos y ajustados, que se hallen dotados de filtros de den-

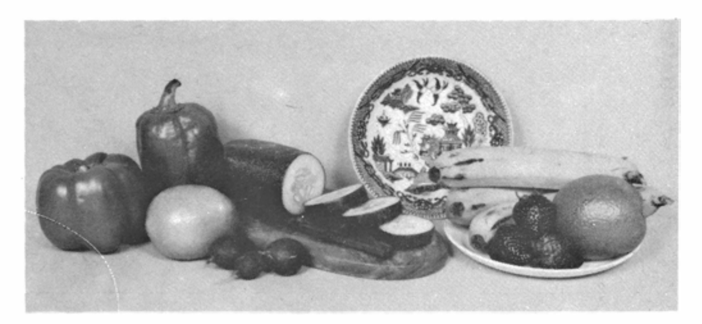


BODEGON utilizado para sacar las cuatro imágenes en blanco y negro mostradas abajo. La reproducción del bodegón de arriba se hizo por revelados convencionales de fotografía en color y fotograbado, para mostrar al lector cuáles eran los colores de los objetos originales en la escena. Las imágenes en blanco y negro se obtuvieron mediante combinaciones de filtros que duplicaban las distintas sensibilidades de longitud de onda de los cuatro sistemas fotorreceptores de la retina del ojo: los tres sistemas de los conos y el sistema hipersensible de los bastones.









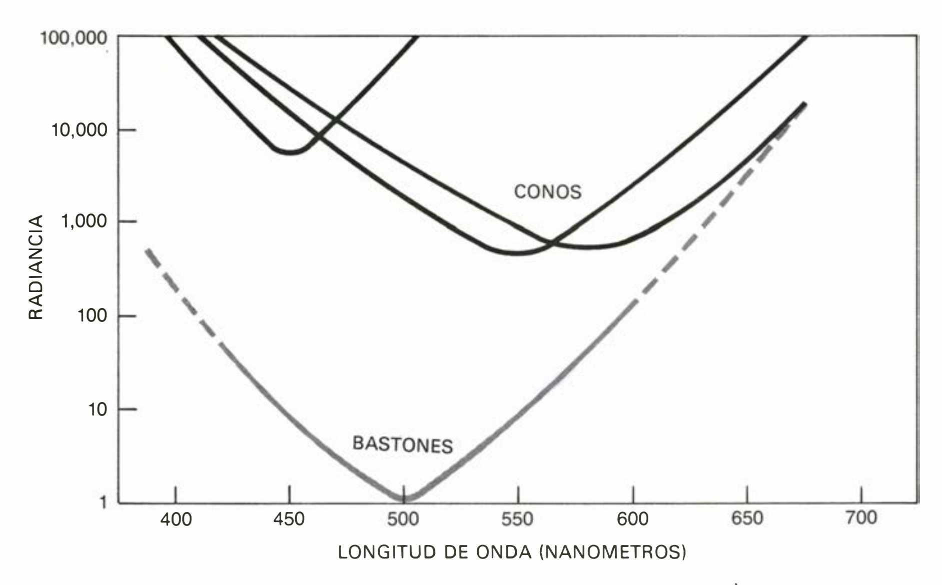
IMAGENES EN BLANCO Y NEGRO del bodegón, obtenidas con las cuatro combinaciones de filtros diferentes, para crear lo que el autor llama registros retinex. La fotografía superior de la izquierda se sacó con una película cuya respuesta espectral se modificó de suerte que se ajustara a la sensibilidad espectral de la onda larga del pigmento de los conos oculares. Esta fotografía permite al observador ver una imagen incolora que se aproxima a la imagen producida por los mismos conos de onda larga. La fotografía superior de la derecha muestra la misma escena tal como la vería el pigmento de los conos de onda media. La fotografía inferior, a la izquierda, es la escena tal como la vería el pigmento de los conos de onda corta. La fotografía inferior de la derecha corresponde a la imagen vista por los bastones. A diferencia de las imágenes de los conos, las cuales no pueden verse independientemente, las imágenes producidas por el pigmento de los bastones pueden estudiarse aisladamente, a niveles de iluminación muy bajos, sin interferencia de los sistemas de los conos, que son mucho menos sensibles.

sidad neutra y que reduzcan la luz incidente en un factor de 30.000. A la media hora de haber llevado las gafas, se harán visibles los objetos de una habitación iluminada a un nivel típico de 214 candelas por metro cuadrado. La iluminación efectiva en la habitación, por tanto, será de 0,0071 candelas por metro cuadrado. Al observar la habitación, los objetos familiares coloreados se verán desprovistos de color, exhibiendo en cambio una gama de luminosidades que va desde el blanco al negro, tal como se mostrarían en una fotografía en blanco y negro obtenida a través de un filtro de separación de color verde. En otras palabras, los rojos aparecerán muy oscuros, los verdes más claros, los azules oscuros, los blancos claros y los negros muy oscuros.

En este mundo incoloro hallamos que la naturaleza de la imagen no está determinada por el flujo de energía radiante que llega al ojo. La iluminación puede disponerse fácilmente de forma que se desprenda más flujo de una región que continúe apareciendo muy oscura que de otra región que continúe apareciendo muy clara, sean estas regiones objetos tridimensionales o artefactos ideados con un montaje de trozos de papel oscuros y claros. Surge inmediatamente la paradoja de que cada uno de los objetos (los trozos de papel, por ejemplo, sean oscuros, claros o de tono medio) mantiene su luminosidad sin una variación significativa cuando se le va desplazando por la habitación a zonas de mayor o de menor flujo. Los papeles claros se verán como claros y los papeles oscuros a la vez como oscuros, aun cuando llegue al ojo el mismo flujo desprendido por cada uno de ellos. Los gradientes fuertes de flujo que existan a través del campo aparecerán sólo débilmente, si es que aparecen.

Es más, en una combinación abigarrada de superficies de diversas luminosidades, tamaños y formas, la luminosidad de un elemento dado no cambia visiblemente cuando se le vuelve a colocar en cualquier parte del cuadro y se le asocia con un entorno nuevo y arbitrario. Cuando una zona pequeña se halla totalmente rodeada por otra grande, la luminosidad de la pequeña cambiará algo según la superficie mayor sea más oscura o más clara que la pequeña. En general, sin embargo, lo que ocurre es el siguiente hecho impresionante: la luminosidad de una superficie determinada no se ve apreciablemente modificada por su entorno inmediato, ni queda alterada siquiera por otras superficies mayores que la rodeen.

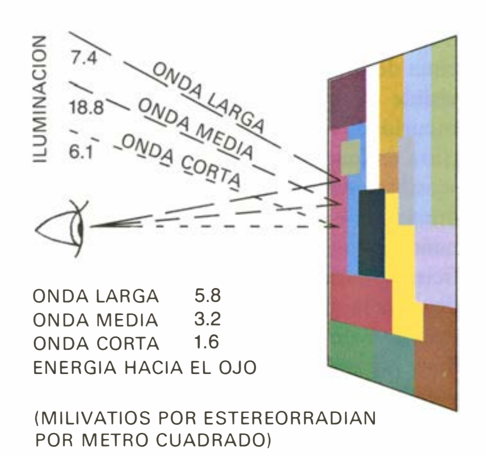
SENSIBILIDADES ESPECTRALES NORMALIZADAS de los cuatro pigmentos visuales *(líneas continuas)*; atraviesan el espectro visual en curvas que se solapan. La curva cuyo máximo se encuentra a unos 500 nanómetros corresponde a la sensibilidad del pigmento de los bastones. Las otras tres curvas representan los pigmentos de los conos. Las líneas discontinuas muestran las sensibilidades de las combinaciones de películas de filtros que se seleccionaron para igualar las sensibilidades de los cuatro pigmentos retinianos y que fueron utilizadas para obtener los registros retinex en blanco y negro en la ilustración inferior de la página precedente. Las curvas de los conos se han tomado a partir de los trabajos realizados por Paul Brown y George Wald, ambos de la Universidad de Harvard. La curva de los bastones es una curva de luminosidad escotópica.

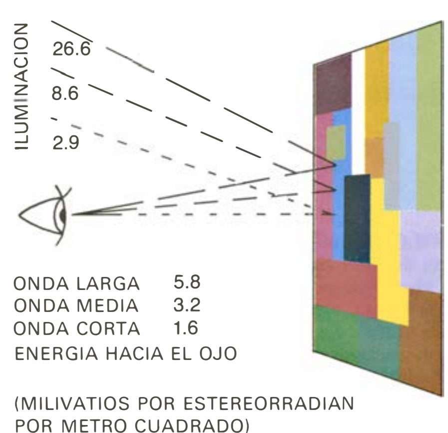


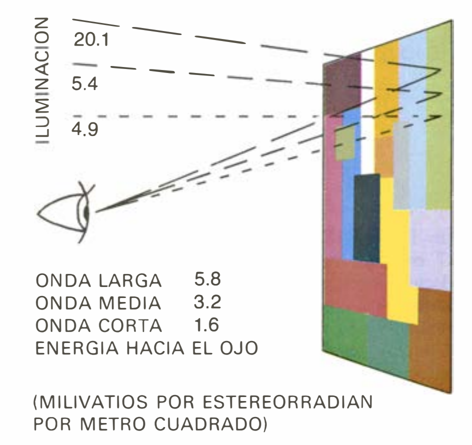
EL UMBRAL DE RESPUESTAS DE LOS RECEPTORES RETINIANOS varía considerablemente. La hipersensibilidad del sistema de los bastones proporciona visión a niveles de radiancia aproximadamente 1000 veces más débiles que los niveles de luz necesarios para activar los sistemas de los conos. En el laboratorio del autor, se ha mostrado que las escenas multicoloreadas exhiben su escala normal de colores cuando se contemplan a niveles de luminosidad tan justos que sólo operan respuestas el sistema de los bastones y un sistema de los conos, el sistema de onda larga.

Aunque he estado describiendo un mundo sin color, tal como lo ven los receptores hipersensibles de la visión de los bastones, todas las observaciones sobre la estabilidad de los valores de luminosidad pueden reproducirse adecuadamente con un montaje de papeles blancos, negros y grises vistos en condiciones normales de luz. Por ejemplo, si se coloca un cuadrado de papel negro de superficie mate o, todavía mejor, de terciopelo negro, a un extremo de tal montaje y se coloca un cuadrado de papel blanco en el lado opuesto a un metro de distancia, con un surtido de papeles claros y oscuros distribuidos entre medio, se puede ubicar una fuente luminosa suficientemente cerca al cuadrado negro, de suerte que éste envíe más energía radiante al ojo que el cuadrado blanco, que se halla lejos de la luz; aun así, el cuadrado negro continuará apareciendo negro y el cuadrado blanco seguirá luciendo blanco. La apariencia del montaje no se modificará en un grado significativo, aunque movamos la iluminación del mismo de uno a otro lado, ya sea hacia el lado del cuadrado negro, o bien hacia el lado del blanco.

EL EXPERIMENTO DEL "MONDRIAN EN COLOR" utiliza dos composiciones idénticas de láminas de papel coloreado, montadas sobre tableros cuadrados de 1,371 metros de lado. Los papeles coloreados poseen un acabado mate para amortiguar la reflexión especular. Cada "Mondrian" está iluminado por su propio equipo de tres proyectores de iluminación provistos de filtros de banda de paso y controles del brillo independiente, de suerte que la iluminación de onda larga ("roja"), media ("verde") y corta ("azul") pueda combinarse en la proporción que se desee. Puede dirigirse un fotómetro telescópico hacia cualquier región para medir el flujo, de una sola banda de onda por vez, que llega al ojo procedente de tal región. Se proyecta la lectura del fotómetro en la escala de arriba, sobre los dos Mondrians. En un experimento típico, los proyectores de luz pueden ajustarse de forma que la región blanca del Mondrian de la izquierda y la región verde, o cualquier otra zona del Mondrian de la derecha, estén enviando ambas el mismo tríptico de energías radiantes hacia el ojo. Los flujos reales de energía radiante no pueden recrearse aquí, debido a las limitaciones de la reproducción del color. Bajo condiciones normales de visión, la zona blanca continúa apareciendo blanca y la región verde continúa apareciendo verde, a pesar de que el ojo reciba el mismo tríptico de flujo de ambas regiones.



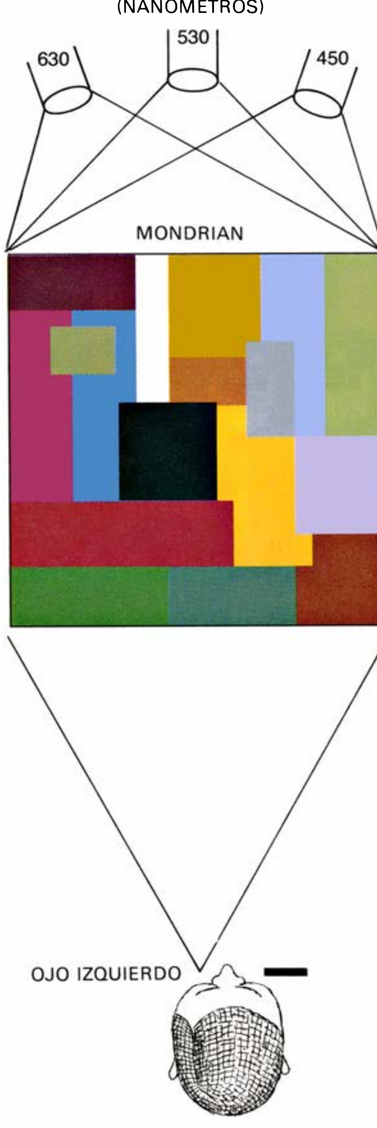


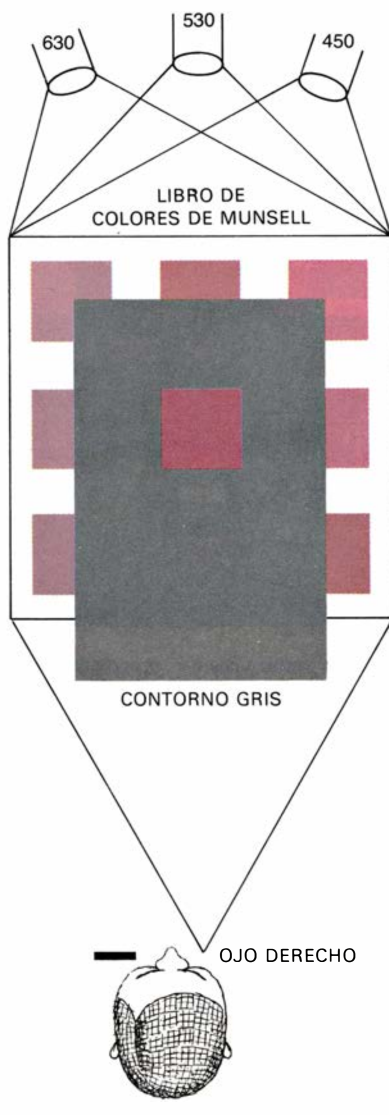


FLUJOS DE ENERGIA IDENTICOS hacia el ojo proporcionan diferentes sensaciones de color en los experimentos mondrianos. En este ejemplo con las fuentes de iluminación de onda larga, media y corta ajustadas tal como se indica, una región que aparece roja continúa apareciendo roja *(izquierda)*, una zona de apariencia azul continúa apareciendo azul *(centro)* y una zona de apariencia verde continúa apareciendo verde *(derecha)*, a pesar de que las tres están enviando al ojo el mismo tríptico de energías de onda larga, media y corta. Puede hacerse también que el mismo tríptico proceda de cualquier otra región: si la zona es blanca, permanece blanca; si la zona es gris, permanece gris.

Esa extraordinaria capacidad del ojo para descubrir valores de luminosidad con independencia del flujo, tan convincentemente demostrada cuando sólo está actuando un único sistema fotorreceptor, es la piedra angular sobre la que puede construirse una descripción satisfactoria de la visión de colores. La primera respuesta del sistema visual es, por lo que se refiere a los receptores, absorber la luz que cae sobre la retina. Mientras que la señal inicial producida en el segmento externo de la célula receptora es aparentemente proporcional al flujo de luz absorbido por el pigmento visual, la respuesta final totalizadora del sistema visual es "luminosidad", la cual muestra poca o ninguna relación con el flujo de luz absorbido por el pigmento visual.

El procesamiento de los flujos para generar las luminosidades podría darse en la retina, o en la corteza cerebral, o parcialmente en ambos. Puesto que carecemos de pruebas que certifiquen la localización de los mecanismos que median estos procesos, he acuñado el término retinex (combinación de retina y córtex) para designar el conjunto de mecanismos biológicos que convierten el flujo en un patrón de luminosidades. Por tanto, a lo largo de este artículo, usaré tal término al referirme a estos mecanismos biológicos. También reservaré el término "luminosidad" para expresar la sensación producida por un sistema biológico. Aunque los bastones pueden ser estimulados por intensidades de luz inferiores al umbral de los conos, no pueden estimularse éstos sin la excitación de los bastones. Por lo que a los conos respecta, hemos de estudiar las imágenes de luminosidad producidas por cada conjunto individual de receptores usando fotografía retinex, como explicaré más adelante, o adentrándonos en las propiedades de las imágenes de luminosidad a partir de cálculos arquetípicos basados en mediciones espectrorradiométricas.



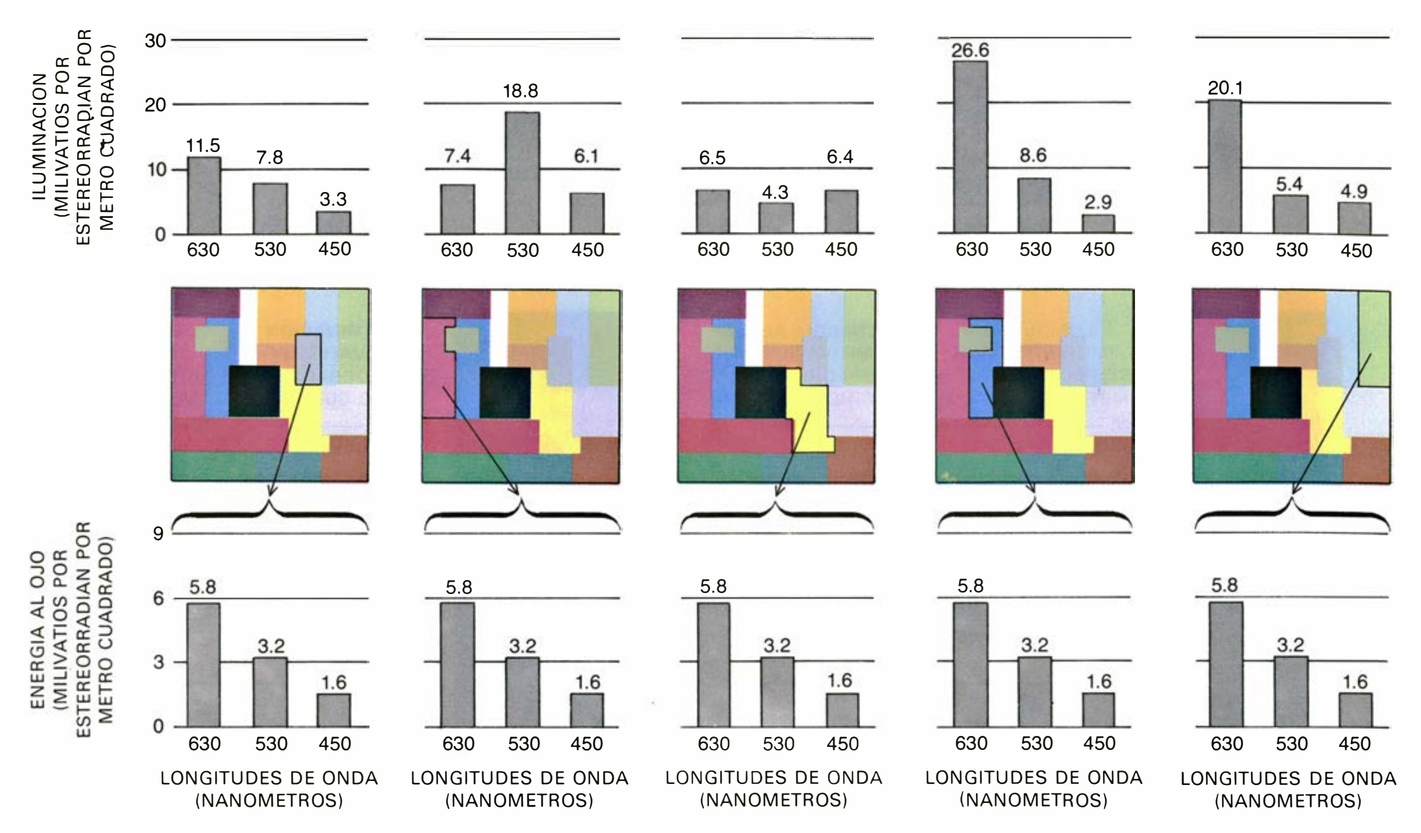


EL EXPERIMENTO DE IGUALACION DE COLORES utiliza un Mondrian simplificado de 17 regiones coloreadas *(izquierda)* y una referencia de color típica, *The Munsell Book of Color*, el cual contiene 1150 fichas de color *(derecha)*. El Mondrian se ilumina con tres fuentes de luz de banda estrecha: una a 630 nanómetros (luz de onda larga), otra a 530 nanómetros (luz de onda media) y una tercera a 450 nanómetros (luz de onda corta). La relación de las tres fuentes de iluminación puede ajustarse de forma que el tríptico de energías reflejadas hacia el ojo desde cualquier región seleccionada sea exactamente igual al tríptico que previamente alcanzó al ojo desde cualquier otra región. En este experimento, se escogieron cinco regiones (gris, roja, amarilla, azul y verde) de forma secuencial para enviar el mismo tríptico de energías al ojo. En cada una de las cinco partes consecutivas de este experimento el observador seleccionaba del libro de Munsell las fichas que se parecían más a las 17 regiones del Mondrian, para su igualación. El libro de Munsell se iluminaba a lo largo del experimento con una mezcla espectral constante de tres bandas luminosas estrechas, ajustadas al principio, de forma que la ficha blanca aparecía como la "mejor blanca". En el experimento, los observadores usaban un ojo para el Mondrian y el otro para las fichas. Se utilizó papel gris con una apertura central para dotar a las fichas de un entorno constante.

Ahora que sabemos que, a bajos niveles de iluminación, un sistema receptor aislado genera una imagen en términos de luminosidad que es completamente incolora, ¿cabe la posibilidad de poner en acción uno de los sistemas de conos junto con el sistema hipersensible, de forma que sólo estuvieran funcionando el sistema completamente incoloro y otro? Este experimento de dos receptores se ha llevado ya a cabo; proporciona una poderosa confirmación de las ideas derivadas de todo nuestro trabajo binario con imágenes en rojo y blanco y de los estudios ternarios subsiguientes con muestras multicolores vistas bajo distintas fuentes de iluminación. El experimento, que rápidamente se hizo clásico, fue diseñado por mis colegas John J. McCann y Jeanne L. Benton.

McCann y Benton iluminaron un montaje de colores con una estrecha banda de ondas de luz a 550 nanómetros. Se elevó el nivel de luz justamente por encima de la cantidad necesaria para hacer visible el montaje al ojo adaptado a la oscuridad, asegurando así que sólo entrara en funcionamiento el sistema hipersensible. Añadieron luego una segunda iluminación de banda estrecha a 656 nanómetros, con su nivel ajustado lo suficiente para activar el sistema receptor de onda larga, pero no el sistema de onda media. Bajo tales condiciones, sólo recibían luz suficiente para entrar en actividad dos sistemas receptores, a saber: los bastones y los conos de onda larga.

La imagen resultante exhibía una extraordinaria gama de colores, lo que permitía al observador asignar a cada región del montaje el mismo nombre del color que tendría si ella estuviera ilumi-



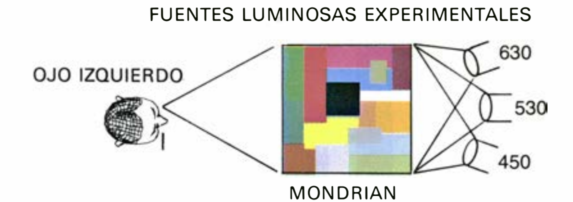
CANTIDAD RELATIVA DE FUENTE LUMINOSA de banda estrecha, utilizada para iluminar los Mondrian simplificados en el experimento de igualación con las fichas de Munsell; se ajustó tal como se muestra por las barras en la parte superior de esta ilustración: cinco regiones diferentes del Mondrian *(indicadas por flechas)* enviaban al ojo del observador, en pruebas de igualación sucesivas, el mismo tríptico de energías: 5,8 unidades de flujo de luz de onda larga, 3,2 unidades de flujo de luz de onda media y 1,6 unidades de flujo de luz de onda corta. La ilustración inferior muestra las fichas del libro de Munsell que fueron seleccionadas, bajo iluminación constante, para igualar las cinco regiones mondrianas (a saber: gris, roja, amarilla, azul y verde), las cuales habían enviado al ojo exactamente el mismo tríptico de energías.

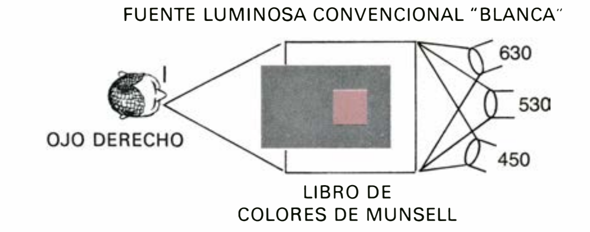
FUENTE LUMINOSA CONVENCIONAL "BLANCA" (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)
30
20
10
0
11.5 7.8 3.3
630 530 450

FICHA DE MUNSELL A IGUALAR
GRIS
ROJO
AMARILLO
AZUL
VERDE

ENERGIA AL OJO (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)
9
6
3
0
4.6 2.7 1.2
6.5 2.0 1.0
8.9 5.3 1.0
3.9 3.3 1.7
4.2 4.4 1.2
630 530 450
LONGITUDES DE ONDA (NANOMETROS)

FICHAS DE MUNSELL SELECCIONADAS por los observadores para igualar las cinco regiones mondrianas, que enviaban idéntico tríptico de energías al ojo. El libro de Munsell se iluminaba con una mezcla espectral constante de iluminaciones de onda estrecha *(barras de arriba)*; las fichas se veían rodeadas de un entorno gris constante. La energía enviada al ojo por las fichas de Munsell seleccionadas se señala en las barras de la parte inferior de la ilustración. Es evidente que la igualación entre las regiones mondrianas y las fichas de Munsell no está hecha en base al flujo de energía radiante que llegaba al ojo del observador. La ilustración siguiente describe su mecanismo de igualación.





REGION MONDRIANA (REFLECTAN.)

ILUMINACION (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)

ENERGIA AL OJO (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)

FICHA DE MUNSELL (REFLECTAN.)

ILUMINACION (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)

ENERGIA AL OJO (MILIVATIOS POR ESTEREORRADIAN POR METRO CUADRADO)

GRIS × = IGUALA × =

ROJO × = IGUALA × =

AMARILLO × = IGUALA × =

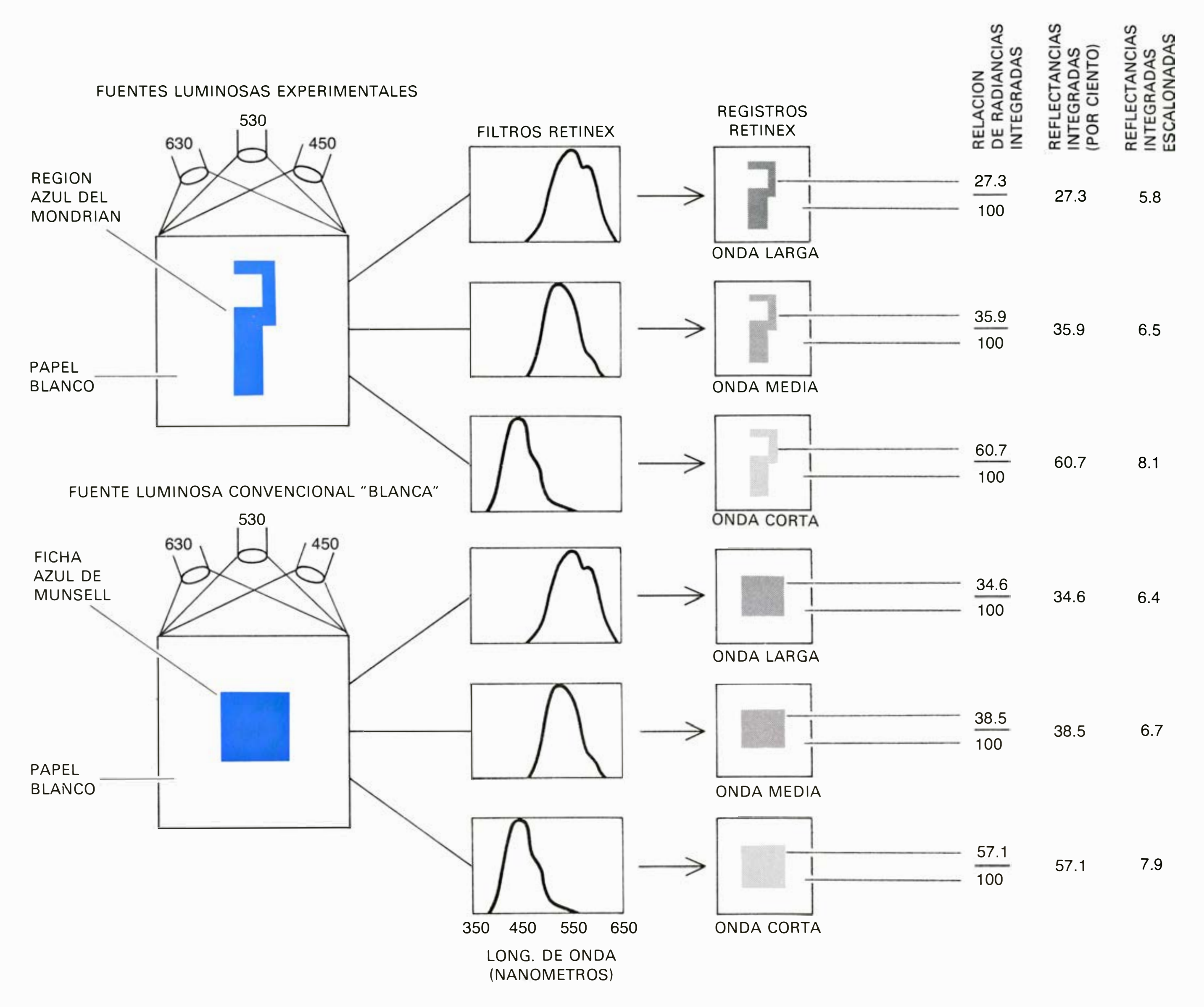
AZUL × 26.6 = IGUALA × =

VERDE × 20.1 = IGUALA × =

630 530 450

LONG. DE ONDA (NANOMETROS) — (LONG. DE ONDA) (NANOMETROS) — LONG. DE ONDA (NANOMETROS) — LONG. DE ONDA (NANOMETROS) — LONG. DE ONDA (NANOMETROS) — LONG. DE ONDA (NANOMETROS)

ANALISIS MAS AVANZADO del experimento de igualación. Empieza ya a identificar la base sobre la cual el sistema visual consigue la igualación de colores entre la región mondriana y la ficha de Munsell, independientemente del flujo que cada una de éstas envía hacia el ojo. La eficacia con la que una región determinada del Mondrian refleja luz en cada una de las tres bandas de onda *(primera columna)* multiplicada por la cantidad de energía que choca contra esa zona en cada una de las bandas de onda *(segunda columna)* nos da el tríptico de energía que alcanza al ojo *(tercera columna)*. Las tres columnas de la derecha contienen datos comparables para las fichas de Munsell que se han seleccionado para igualar las regiones mondrianas. Mientras que la ilustración anterior muestra que el ojo no iguala los colores usando un "metro" que mida trípticos de energías, ésta muestra que, cuando se consigue la igualación, son las reflectancias de las dos regiones las que se corresponden.



EL PAPEL DE LA REFLECTANCIA y su equivalente psicofísico, la luminosidad, al guiar el ojo para igualar las fichas de Munsell con las regiones mondrianas, se examinó con la ayuda de combinaciones de filtros fotomultiplicadores retinex que igualaban la sensibilidad espectral de los pigmentos de los conos. Bajo cada combinación de iluminaciones *(arriba)* la radiancia integrada, o flujo, en cada banda de onda retinex de una región mondriana se comparó con la radiancia integrada de una lámina de papel blanco. La relación de las radiancias integradas produce la reflectancia integrada de la región mondriana, expresada aquí en tantos por ciento. Para la igualación de la ficha de Munsell, se determinó de modo similar un grupo de relaciones *(abajo)*. El paso final para derivar un equivalente físico de luminosidad es el escalonamiento, o espaciación, de las reflectancias integradas, a fin de ser coherentes con la espaciación de las sensaciones de luminosidad. Esta transformación se explica con cierto detalle en la ilustración siguiente. Los valores escalonados aparecen en la columna de la derecha.

nada por encima del umbral de los conos. El resultado recuerda las imágenes policromáticas producidas por el sistema en rojo y blanco. La demostración confirma explícitamente nuestra proposición inicial de que la información de luminosidad recogida en dos bandas de ondas por sistemas receptores separados, no es promediada, punto por punto y región por región, sino que se mantiene distinta y es comparada. Sabemos que el sistema de los bastones, por sí solo, no produce una imagen coloreada y sabemos que la luz de longitud de onda larga sola no puede producir una imagen con variedad de colores. La combinación, sin embargo, da origen a una amplia variedad de colores, a saber: rojos, amarillos, marrones, azul verdosos, grises y negros.

¿Qué es, entonces, lo que explica el color? La aparición de colores abigarrados puede atribuirse a un proceso, operante en algún punto de la vía visual, que compara las luminosidades de las imágenes separadas de las dos bandas de onda, proporcionadas por los dos sistemas retinex independientes. El experimento de los dos receptores hace plausible que, cuando se asocian tres imágenes independientes, que constituyen las luminosidades de los grupos de receptores de las longitudes de onda corta, media y larga, dando una imagen completamente coloreada, es la comparación de las luminosidades respectivas, región por región, la que determina el color de cada región. La razón por la que el color en cada punto de una imagen es esencialmente independiente de la relación de los tres flujos en tres bandas de onda estriba en que el color depende sólo de la luminosidad en cada banda de onda, y la luminosidad es independiente del flujo.

Tal como hemos visto, las sensibilidades espectrales de los pigmentos visuales se solapan ampliamente. Si iluminásemos una escena con toda la gama de longitudes de onda a la que un solo pigmento visual es sensible, podríamos ver gran variedad de colores porque respondería más de un sistema retinex. No obs-

tante, con ayuda de filtros y las emulsiones de película apropiadas, podemos aislar las luminosidades que normalmente se mezclarían en la sensación de color. Denominamos registros retinex a las fotografías en blanco y negro hechas para este propósito.

La técnica fotográfica, al recurrir a las emulsiones de plata, lleva a cabo dos funciones. Primero, el sistema proporciona sensibilidades espectrales que son las mismas que las sensibilidades de los pigmentos visuales. Segundo, genera imágenes en blanco y negro para su examen por el observador humano. Es el sistema visual humano el que convierte en luminosidad la configuración fotográfica depositada en la plata. En teoría, nos gustaría que nuestro observador examinase la muestra en blanco y negro con un solo grupo de conos, y diera cuenta de las luminosidades que resultan apropiadas a tal grupo. Sin embargo, la reflectancia es esencialmente la misma a través del espectro visible en cualquier punto de la muestra en blanco y negro. Así pues, con una fotografía en blanco y negro estimulamos todos los receptores con la misma información, esto es, con las energías que quedarían absorbidas por un solo pigmento visual. Si suponemos que todos los sistemas retinex procesan la información de una manera idéntica, podemos proponer que enviar esta información idéntica a diferentes grupos de receptores, es lo mismo que enviarla a un solo receptor, permitiéndonos así ver lo que parecería la imagen si fuera posible aislarla.

En la página 65, el lector verá tres fotografías en blanco y negro obtenidas a través de filtros retinex que simulan la respuesta de los tres pigmentos de los conos. Las fresas y los rábanos, por ejemplo, son claros en el registro de onda larga, más oscuros en el registro de onda media y todavía más oscuros en el registro de onda corta. Aunque la naranja y el limón se muestran casi tan oscuros como las fresas y los rábanos en el registro de onda corta, los cítricos manifiestan la misma claridad, casi, en el registro de onda media y en el registro de onda larga. Sobre la página impresa las distinciones son sutiles. Para un ojo que contemple una escena real a todo color, las distinciones sutiles proporcionan toda la información necesaria para discriminar entre incontables tonalidades y matices de cada color.

Una vez determinadas las tres luminosidades de una superficie por los tres sistemas retinex no se precisa una información adicional para caracterizar el color de cualquier objeto en el campo de visión. Cualquier color específico equivale a un informe sobre un trío de luminosidades específicas. Por cada trío de luminosidades hay un color específico y único.

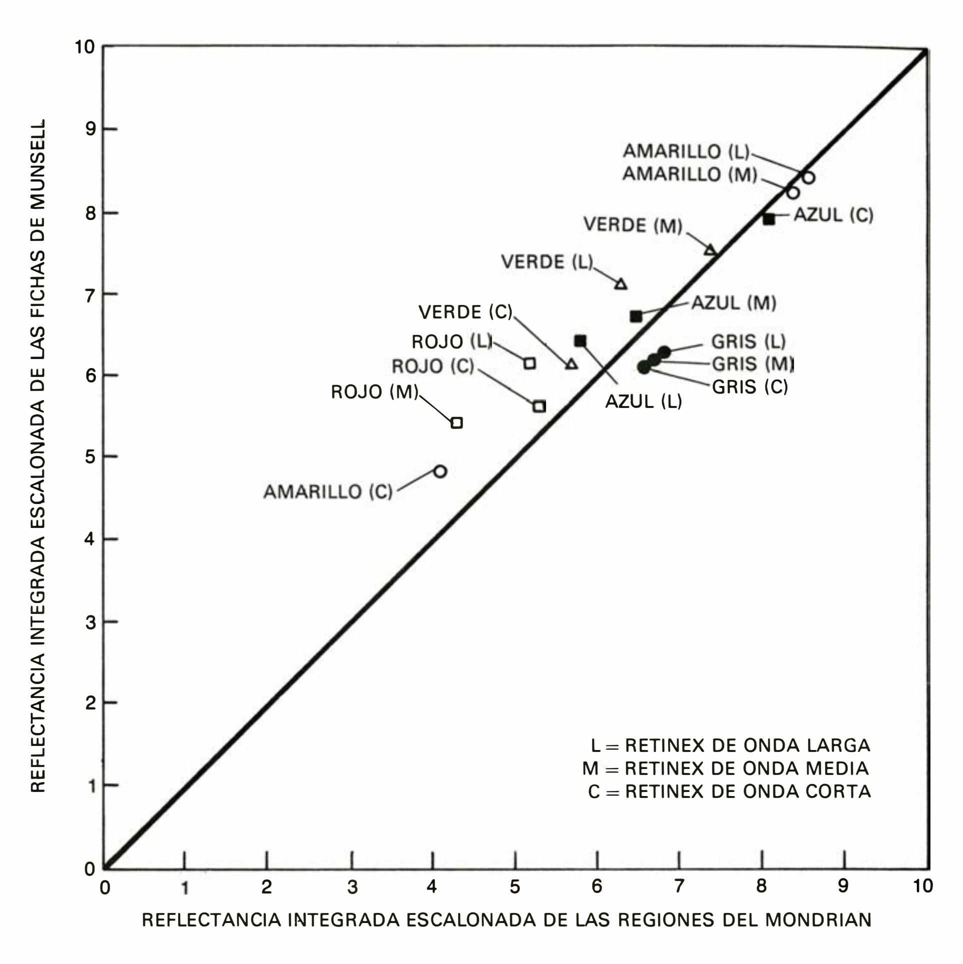
Las limitaciones de la fotografía en color hacen imposible mostrar al lector las pruebas alcanzadas en nuestro laboratorio, las cuales revelan tajantemente la independencia del color percibido respecto del flujo que llega al ojo. El lector no vería otra cosa que dos tableros cuadrados, de 1,37 metros de lado, e idénticamente cubiertos con alrededor de 100 piezas de papel de diversos colores y formas. Al objeto de reducir el efecto de la reflectancia especular, los papeles tenían superficies mate y, excepto para el negro, poseían una reflectancia mínima del 10 por ciento para cualquier parte del espectro visible. En estas muestras, que bautizamos como "Mondrian en color" (en honor al pintor holandés con cuya obra tienen cierta similitud), los papeles se hallaban dispuestos de forma que cada uno estuviera rodeado, al menos, por otros cinco o seis de colores diferentes *(véase la ilustración superior de la página 67)*.

Cada uno de los Mondrian idénticos se iluminaba por su propio conjunto de tres proyectores equipados con filtros de banda pasante, de corte preciso (no filtros retinex): uno a 670 nanómetros, cubriendo una banda de longitudes de onda larga, otro a 540 nanómetros, abarcando una banda de longitudes de onda media, y otro a 450 nanómetros, que cubre una banda de longitudes de onda corta. La cantidad de luz procedente de cada proyector luminoso estaba controlada por un transformador variable separado. Además, los proyectores luminosos poseían obturadores sincronizados de activación por solenoide para controlar la duración de la iluminación. Había también un fotómetro telescópico, que podía

SENSACION DE LUMINOSIDAD, transformada a una escala de intervalos iguales. A los observadores se les muestra una lámina de papel blanco *(9)* y una lámina de papel negro *(1)*; se les pide luego que escojan una lámina de papel cuyo tono gris se encuentre a la mitad de ambos. La selección es el gris marcado con el número *5*. Se hacen selecciones similares para determinar las localizaciones de puntos medios entre *1* y *5* y entre *5* y *9*, y así sucesivamente hasta rellenar toda la escala de intervalos iguales. Los valores extremos de *0* y *10* se infieren en tales mediciones. Se traza luego la curva midiendo las reflectancias de los papeles seleccionados; la curva permite convertir valores de reflectancia integrada en valores de reflectancia integrada escalonada.

apuntarse con precisión a cualquier región de uno u otro Mondrian, para medir la cantidad de radiación reflejada a partir de cualquier punto y, por tanto, la cantidad de flujo que llegaba al ojo. Las indicaciones del fotómetro se proyectaban en una escala por encima del Mondrian, en donde podía verse por quienes tomaran parte en la demostración.

La demostración empieza con el encendido de los tres proyectores de iluminación sobre el Mondrian de la izquierda; el Mondrian de la derecha permanece oscuro. Los transformadores variables se ajustan de modo que todo el montaje de papeles del Mondrian izquierdo tenga una coloración profunda, al propio tiempo que se procura que los blancos sean netamente blancos. Esta puesta a punto no es decisiva. Luego, usando sólo un proyector por vez y, por tanto, sólo una banda por vez, medimos con el fotómetro telescópico la energía que llega al ojo desde una zona particular, por ejemplo, un rectángulo blanco. Las lecturas de la zona blanca (en milivatios por estereorradián por metro cuadrado) son 65 unidades de luz de onda larga, 30 unidades de luz de onda media y 5 unidades de luz de onda corta. Tenemos así establecidas las tres energías asociadas con tal sensación de blanco.



LA CONCORDANCIA EN REFLECTANCIAS INTEGRADAS ESCALONADAS entre las regiones mondrianas y las fichas de Munsell escogidas para igualar se esquematiza en esta gráfica, para los tres sistemas de banda de onda. Las reflectancias integradas escalonadas de las cinco regiones mondrianas y las fichas de Munsell de igualación se determinaron tal como se describe en la ilustración de la página 71. En esta gráfica, los trípticos de las reflectancias integradas escalonadas de cinco regiones mondrianas que enviaban flujos idénticos hacia el ojo se dibujan para su contraste con las reflectancias integradas escalonadas de las fichas de Munsell escogidas para igualarlas. Aunque los lunares muestran, colectivamente, correspondencia para las tres bandas de onda, cada punto particular denota el grado de correspondencia de una banda de onda retinex entre una región mondriana y una ficha de Munsell. Las estrechas correspondencias muestran que la reflectancia integrada escalonada es equivalente físico de la sensación de "luminosidad".

Apagamos los tres proyectores que iluminan el Mondrian en color de la izquierda. Sobre el Mondrian derecho, encendemos solamente el proyector de longitud de onda larga. Seleccionamos una región diferente de color desconocido y ajustamos la luz de onda larga hasta que la energía de onda larga que llegue al ojo procedente del área seleccionada sea la misma que la energía de onda larga que hace un momento procedía del papel blanco del Mondrian de la izquierda, esto es, 65 unidades. Apagamos entonces el proyector de onda larga; ajustamos por separado los transformadores que controlan los proyectores de ondas media y corta, uno después del otro, de forma que las energías enviadas al ojo, procedentes de la región seleccionada, sean también las mismas que aquellas que procedían de la región blanca de la izquierda. Todavía no hemos encendido las tres fuentes de luz simultáneamente, pero sabemos que, cuando hagamos tal cosa, el tríptico de energías que llegarán al ojo desde la región seleccionada, de color aún desconocido, será idéntico al tríptico que había previamente producido la sensación blanca.

Al encender los tres proyectores de luz, descubrimos que la región del Mondrian de la derecha es verde. Ahora volvemos a iluminar el Mondrian de la parte izquierda con sus propias fuentes de luz, según se hallaban dispuestas en un principio, de suerte que ambos Mondrian puedan verse simultáneamente. La región blanca de la izquierda continúa apareciendo blanca y la región verde de la derecha continúa apareciendo verde y, sin embargo, ambas están emitiendo hacia el ojo igual tríptico de energías, a saber: 65, 30, y 5 en las unidades seleccionadas.

Apaguemos los proyectores de luz de ambos Mondrian; escojamos cualquier otra región del Mondrian de la izquierda, y ajustemos de modo secuencial las energías que alcanzan el ojo desde la misma, de forma que sean iguales a las energías que originalmente produjeron la sensación del blanco y también la sensación de verde en el Mondrian de la derecha. Si encendemos luego los tres proyectores de iluminación del Mondrian izquierdo, observaremos que, esta vez, dicha región seleccionada es amarilla. El tríptico de energías que alcanza nuestro ojo es el mismo que había producido previamente las sensaciones de blanco y de verde. Nuevamente, si así lo deseamos, el amarillo y el verde pueden verse simultáneamente, con el amarillo a la izquierda y el verde a la derecha.

Podemos continuar la demostración con otras regiones, verbigracia, la azul, gris, roja, etcétera. Se demuestra tajantemente que la sensación de color no está relacionada con el producto de reflectancia por iluminación, es decir, la energía, aunque dicho producto parezca ser la única información que llegue al ojo desde las distintas áreas de los Mondrian.

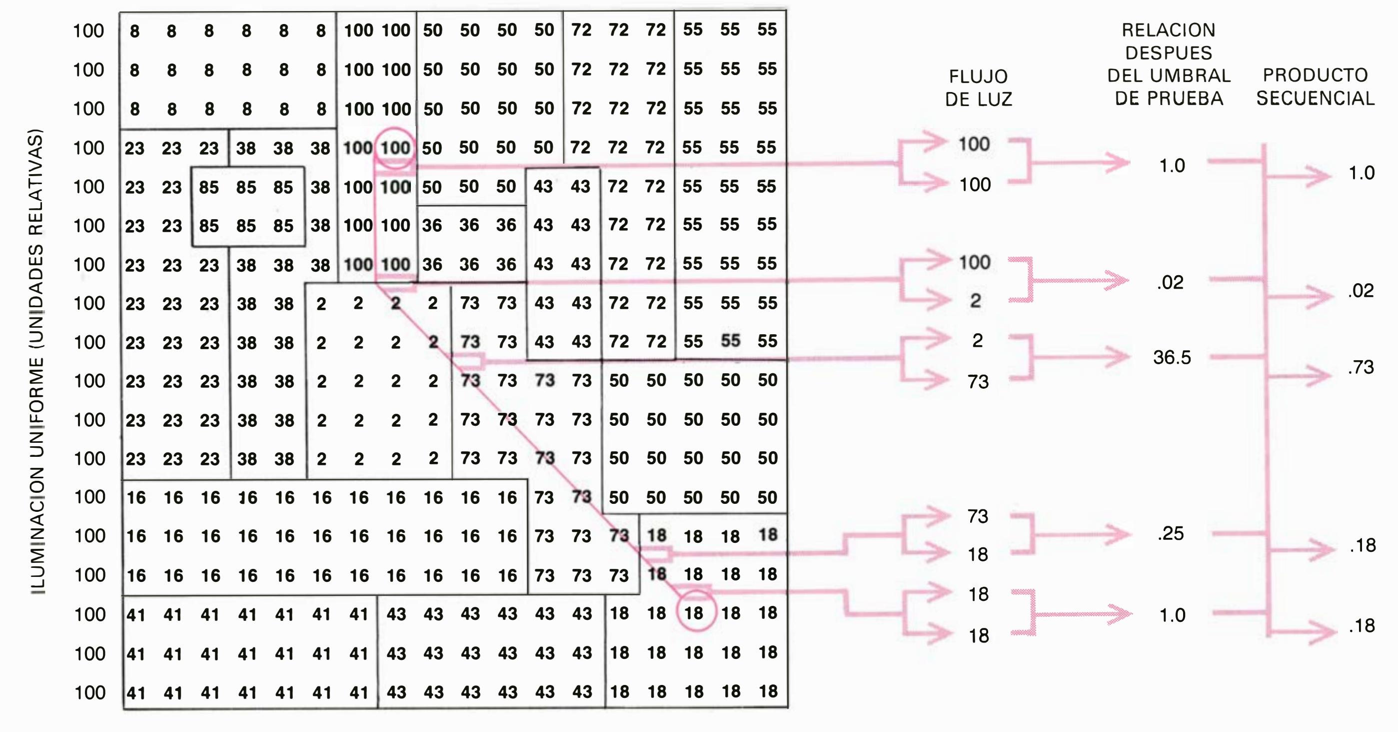
Con el fin de demostrar que las sensaciones de color en estos experimentos no involucran una extensa adaptación cromática de los pigmentos retinianos, los proyectores están equipados con

obturadores sincronizados, de forma que los Mondrian pueden verse con un breve centelleo de una décima de segundo, o menos, de duración. Prescindiendo de la brevedad de la observación, los resultados de estas demostraciones no se alteran. Por tanto, puede afirmarse que ni la adaptación cromática, ni la motilidad ocular están involucradas en la producción de los colores observados. Finalmente, lo verdaderamente fundamental del diseño del Mondrian de color es poner de manifiesto la trascendencia de la forma y tamaño de las áreas circundantes, la importancia de la familiaridad de los objetos y de la memoria del color. Curiosamente, de tanto en tanto, aparece un intento casual aludiendo a lo que se llama constancia de color, como una explicación de estas demostraciones. En verdad, la constancia de color es sólo una designación concisa de la extraordinaria importancia del tema de este artículo.

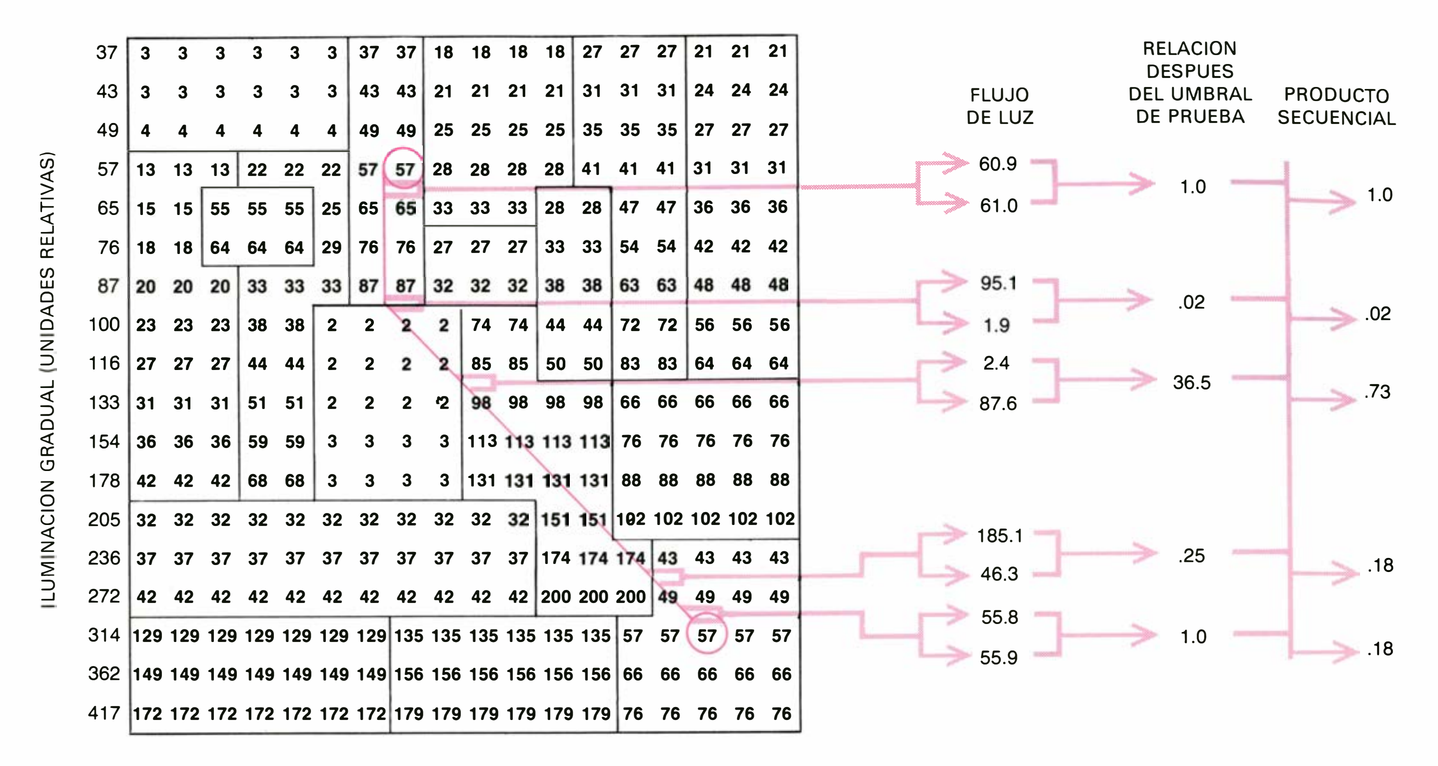
El misterio estriba en cómo podemos estar todos de acuerdo con precisión sobre los colores que vemos, cuando no se dispone de una cantidad física obvia en un punto que nos permita determinar el color de un objeto. Ciertamente, puede decirse que el estímulo para el color de un punto en una zona no es la radiación que dimana de ese punto. A los psicofísicos compete hallar la naturaleza del estímulo para ese color.

Recordemos aquí que lo que el ojo hace infaliblemente bien es descubrir valores de luminosidad, con independencia del flujo. Hemos visto que esto era cierto para un sistema receptor, el sistema de los bastones, que operaba en solitario, y para los tres sistemas de conos, que funcionaban colectivamente cuando veían una formación de papeles blancos, grises y negros. Iluminemos ahora la disposición del Mondrian en color con luz procedente de uno de los tres proyectores, verbigracia, el proyector que suministra luz de onda larga, y observemos el efecto originado al aumentar y disminuir el flujo en un factor elevado.

Descubrimos que las distintas zonas mantienen un grado jerárquico de luminosidad que es constante. Ahora bien, si cambiamos la iluminación a una banda de onda diferente, por ejemplo, la banda de onda media, las luminosidades que despidan muchas de las zonas cambiarán; de las 100 zonas, muchas pasarán a ocupar un grado del orden jerárquico distinto, desde el más claro al más oscuro. Bajo la iluminación con onda corta, habrá todavía un tercer grado de orden. En concreto, un papel rojo se verá claro en la luz de onda larga, oscuro en la luz de onda media y muy oscuro en la luz de onda corta. Un papel azul, por su parte, aparecerá claro con la luz de onda corta y muy oscuro en luz de onda media y larga. Los papeles de otros colores mostrarán trípticos diferentes de luminosidad. Cuando acometimos tales experimentos, hace casi 20 años, llegamos inevitablemente a la conclusión de que los trípticos de luminosidades, área por área, suministraban el equipo de constantes que ne-



EL METODO QUE SIGUE el ojo para descubrir luminosidad en imágenes complejas continúa aún pendiente de aclaración. Un esquema eficaz y pausible, desde el punto de vista fisiológico, aparece en esta ilustración y en la siguiente. Los números que figuran dentro del Mondrian esquematizado representan las radiancias integradas de onda larga, procedentes de cada zona de una composición uniformemente iluminada. El sistema retinex de onda larga independientemente "mide" la radiancia integrada de onda larga, punto por punto, como si lo estuviera haciendo a lo largo de un trayecto arbitrario *(color)*. El flujo en cada par de puntos sucesivos, e inmediatos, se convierte a una relación. Esta relación se somete a una prueba de umbral: cualquier relación que se considere como un cambio debe diferir de la unidad en más de alguna pequeña cantidad de umbral (más o menos 0,003 en el programa de computadora). Si la relación no difiere de la unidad en esta cantidad, se la supone "invariable" y se la califica como igual a la unidad. Una segunda relación sometida a prueba de umbral a lo largo del mismo trayecto se multiplica por la primera relación para dar un producto secuencial que es al mismo tiempo la respuesta del modelo para ese punto y la señal emitida para ser multiplicada en la próxima relación. Cuando el trayecto cruza un límite entre dos luminosidades, existe un cambio brusco en la relación sometida a la prueba de umbral y, por tanto, un cambio similar en el producto secuencial. Aquí el trayecto comienza en la región blanca, donde el flujo de energía radiante es 100. Cuando el trayecto alcanza la zona marrón, abajo a la derecha, el producto es 0,18. El sistema retinex ha determinado entonces que la región marrón refleja 18 por ciento más energía de onda larga que la zona blanca. Cualquier otro trayecto que se termine en el área marrón conduciría al mismo resultado siempre y cuando haya pasado a través de la región blanca. Sacando el promedio de respuestas por cada región, calculadas por muchos trayectos arbitrarios, el sistema retinex de onda larga llega a un valor único de reflectancia por cada región, el cual indica la luminosidad percibida. Los sistemas retinex de onda media y corta computan sus propios conjuntos de valores de luminosidad. La comparación de los trípticos de luminosidad para cada región da la sensación de color.



UN CASO MAS REALISTA de iluminación graduada viene igualmente bien manipulado por el método del producto secuencial, para llegar al mismo valor de reflectancia de 0,18 en la región marrón al final del trayecto, aunque aquí el sistema retinex de onda larga recibe tanto flujo desde el centro de la región marrón *(57)* como desde el centro de la región blanca *(57)*. El esquema proporciona así un medio para llegar a la reflectancia calculada independientemente del flujo y sin recurrir a fichas blancas como patrón típico de referencia. Los valores de flujo de luz a lo largo del trayecto se obtuvieron de un programa de ordenador que operaba con 75 valores entre cada dos valores impresos en el Mondrian.

cesitábamos como estímulos de color, independientemente del flujo.

Es evidente que la luminosidad exhibida por un trozo determinado de papel coloreado bajo fuentes luminosas de tres bandas de onda diferentes está relacionada con la cantidad de energía que los papeles reflejan hacia el ojo a distintas longitudes de onda. Examinemos ahora, mediante un experimento particular, cómo tales reflectancias pueden hallarse relacionadas, paso a paso, con las luminosidades percibidas y cómo, en tal proceso, el flujo radiante que alcanza al ojo –la fuente definitiva de conocimiento sobre la luminosidad–, finalmente, se hace irrelevante a la sensación de color.

En nuestro laboratorio, McCann, Suzanne P. McKee y Thomas H. Taylor hicieron un estudio sistemático de las respuestas obtenidas de observadores a un Mondrian en color simplificado con zonas de 17 colores diferentes. Ellos pedían a los observadores que hicieran coincidir las 17 regiones, una a una, bajo diferentes fuentes luminosas con cuadrados de papel coloreado, que habían sido seleccionados de un libro típico de referencia para el color, *The Munsell Book of Color,* y esto se realizó bajo una fuente constante de iluminación "blanca".

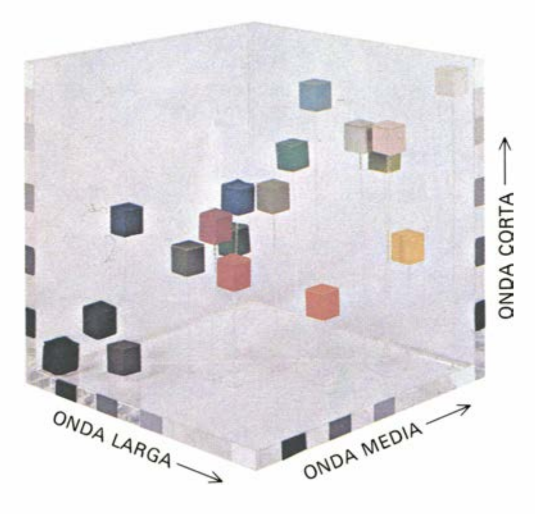
Las fuentes de iluminación sobre los Mondrian se ajustaron en cinco experimentos distintos de igualación, de forma que cinco regiones diferentes (gris, roja, amarilla, azul y verde) enviaban al ojo un tríptico idéntico de radiancias. El observador empezaba seleccionando una ficha de Munsell para igualar con cada una de las 17 regiones del Mondrian, cuando la región gris del Mondrian enviaba un tríptico particular de energías hacia el ojo. Se seleccionaba otro grupo de 17 fichas de Munsell de igualación cuando el mismo tríptico se enviaba al ojo por una región roja del Mondrian, y lo mismo se hizo para la amarilla, la azul y la área verde bajo fuentes de iluminación que proporcionaban el mismo tríptico de energías.

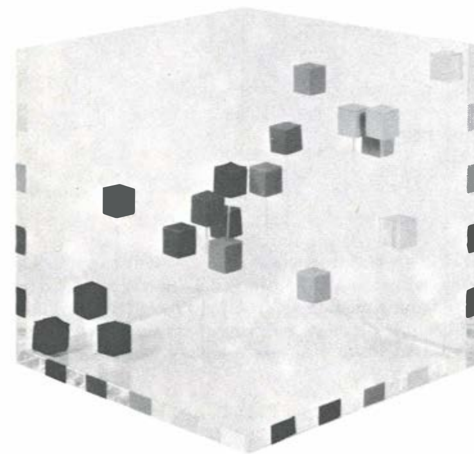
Las ilustraciones de la página 69 muestran los detalles del experimento y los cinco colores Munsell diferentes que los observadores seleccionaban para igualar las cinco regiones, en el momento preciso en que cada región enviaba al ojo el mismo tríptico de energías. A pesar de la constancia de la energía que llegaba a un ojo, desde el Mondrian, cada observador, usando el otro ojo, seleccionó fichas de Munsell que fueron grises, rojas, amarillas, azules y verdes.

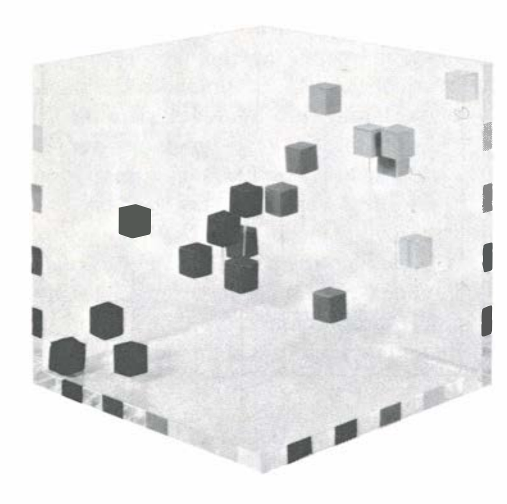
La iluminación constante que se utilizó para ver el libro de Munsell consistió en un tríptico de fuentes de iluminación a tres longitudes de onda que, a juicio de los observadores, producía el "mejor" blanco. El tríptico de longitudes de ondas que alcanzaba el ojo procedente del papel más blanco del libro de Munsell fue de 11,5 unidades de luz de onda larga, 7,8 unidades para la luz de onda media y 3,3 unidades para la luz de onda corta. Las fuentes luminosas suministraban energía en bandas estrechas con los máximos a 630 nanómetros, 530 nanómetros y 450 nanómetros. Para iluminar el Mondrian, se mezcló a distintas proporciones un tríptico similar de fuentes de iluminación de banda estrecha.

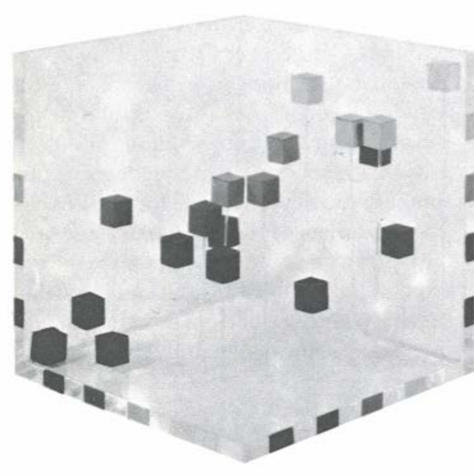
Al llegar a este punto, cabe formularse las siguientes preguntas: ¿Podría una simple zona gris mostrar un acentuado cambio de color si los papeles circundantes hubiesen reflejado luz de una composición espectral ampliamente diferente o distinta? ¿Podrían ser estos cambios en color los responsables de los resultados de los experimentos mondrianos? La respuesta a las preguntas es que ninguna manipulación de los papeles circundantes del Mondrian puede hacer que el papel gris del Mondrian iguale, o case con el papel de Munsell rojo, amarillo, azul y verde, seleccionados por los observadores en el experimento mondriano.

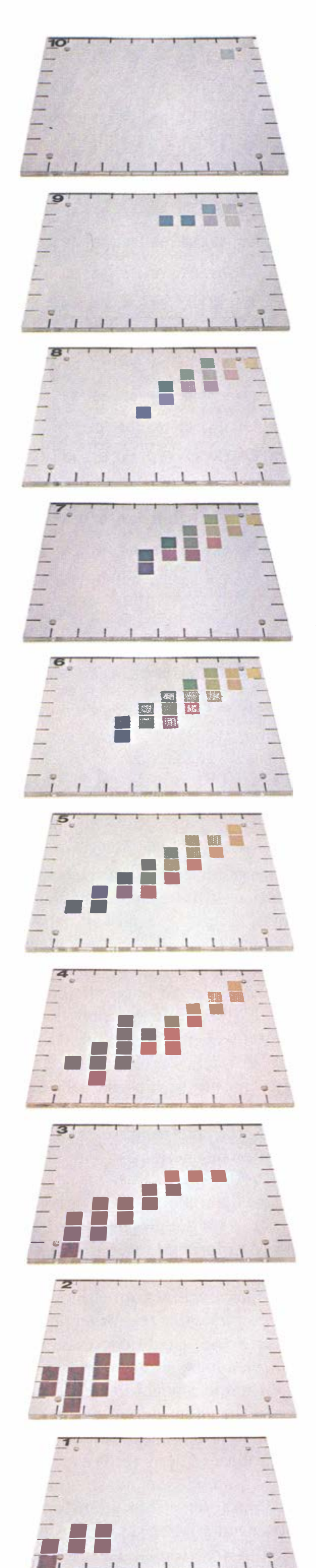
McCann, John A. Hall y el autor fueron más lejos en este asunto al repetir











los experimentos Mondrian-Munsell de varias maneras, de forma que el promedio de la composición espectral de la luz que alcanza al ojo desde el Mondrian y sus alrededores permanezca el mismo, independientemente de la composición espectral de la luz necesaria para establecer un tríptico constante de una región a otra. Hemos hecho esto en un caso, rodeando todo el Mondrian con papeles brillantemente coloreados y seleccionados de suerte que neutralizaran exactamente el promedio de la mezcla de bandas de onda desde el Mondrian mismo; de un modo más tajante, hemos hecho también el experimento separando las 17 regiones del Mondrian y colocándolas muy distantes sobre fondos de color contrastante. Ninguna de las composiciones tuvo efecto significativo alguno sobre las fichas de Munsell escogidas para igualar las diversas zonas del Mondrian.

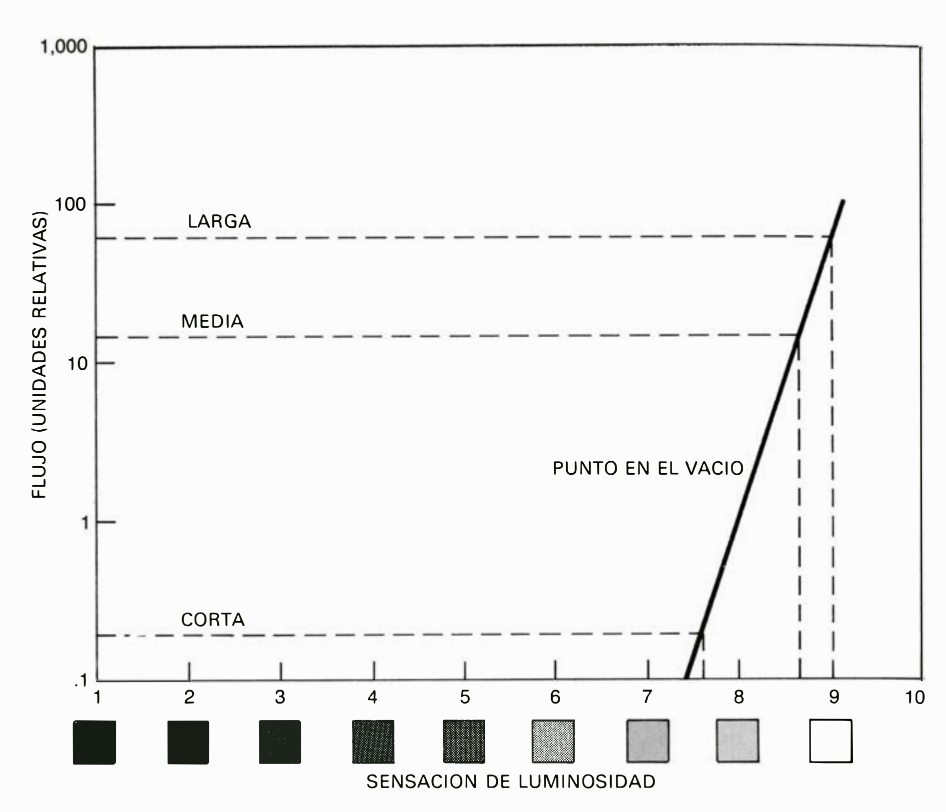
Regresemos, pues, a la búsqueda del estímulo que nos guíe con precisión hacia la identificación correcta del color. Si tal no es el flujo de energía radiante que llega al ojo desde cada punto en el campo de la visión, ¿cuáles son los equivalentes físicos de las luminosidades de los objetos en tres bandas de onda aisladas, correspondientes a las sensibilidades espectrales de los pigmentos de los conos? ¿Puede encontrarse un equivalente físico tan preciso?

EL "ESPACIO" COLOREADO (Color "solid") muestra la localización de todos los colores perceptibles, blanco y negro incluidos, en un espacio de color tridimensional construido de acuerdo con la teoría retinex del autor. La posición de un color en este espacio no se determina por el tríptico de energías en un punto, sino por el tríptico de luminosidades computadas por el ojo en cada región. La fotografía en color *(arriba a la izquierda)*, muestra la localización de colores representativos a través del espacio. La dirección de la luminosidad creciente a lo largo de cada eje se señala por las flechas. Las tres fotografías en blanco y negro del "espacio" coloreado se sacaron con combinaciones de películas de filtros retinex. Estas muestran los valores de luminosidad de los colores representativos tal como serían percibidas separadamente por los pigmentos visuales de onda larga *(arriba)*, onda media *(centro)* y onda corta *(abajo)*, del ojo. El conjunto de 10 fotos en color a la derecha representa los planos horizontales cortados a través del espacio tridimensional de color. Cada plano es el lugar de posibles colores con una luminosidad constante de onda corta. Por ejemplo, el quinto plano empezando por abajo muestra la variedad de sensaciones de color procedentes de todos los posibles valores de luminosidad de onda larga y onda media, cuando aquellos valores están combinados con una luminosidad de onda corta de 5. Los cuadrados coloreados son muestras obtenidas del libro del color de Munsell *(The Munsell Book of Color)*. En general, las regiones vacías en cada plano representan regiones donde los colores podrían originarse sólo por tintes fluorescentes, si es que éstos se originaran.

McCann, McKee y Taylor midieron a continuación la radiancia, o energía que llega al ojo, de las distintas regiones mondrianas, así como la de las fichas de Munsell de igualación; para ello se sirvieron de un fotomultiplicador asociado a una versión de los filtros retinex. Dado que la combinación retinex -fotomultiplicador integra el flujo de energía radiante a lo largo de una amplia banda de longitudes de ondas, el instrumento proporciona un valor que llamamos radiancia integrada. McCann y sus colegas obtuvieron luego las radiancias integradas de una gran lámina de papel blanco, colocada bajo cada una de las fuentes luminosas que se habían utilizado para iluminar el Mondrian en el experimento de igualación con fichas. Si usamos la radiancia integrada de una región mondriana como el numerador de una fracción, y la radiancia integrada del papel blanco como denominador, se obtiene el valor de la reflectancia integrada, que puede expresarse en porcentajes.

Las reflectancias integradas de las diferentes fichas de Munsell se determinan de la misma manera bajo la iluminación "blanca" constante. Esto vale para medir el porcentaje de reflectancia usando detectores dotados de la misma sensibilidad espectral que los pigmentos visuales. Los resultados muestran que las fichas de Munsell escogidas por el ojo para igualar una región mondriana dada tienen aproximadamente las mismas tres reflectancias integradas que dicha región. Por ejemplo, la región azul del Mondrian tiene un tríptico de reflectancias integradas (onda larga, media y corta) de 27,3; 35,9 y 60,7; siempre en tantos por ciento. Los valores comparables para la ficha de Munsell igualada son 34,6 por ciento, 38,5 por ciento y 57,1 por ciento *(véase la ilustración de la página 71)*.

Finalmente, las reflectancias integradas están "escalonadas", de forma que su espaciación igual es coherente con la espaciación igual de las sensaciones de luminosidad. La curva de esta transformación se muestra en la ilustración de la página 72. Recurriendo a esta curva, podemos ver que la región azul del Mondrian tiene un tríptico de reflectancias integradas escalonadas de 5,8, 6,5 y 8,1, mientras que los valores correspondientes para las fichas de igualación de Munsell son de 6,4, 6,7 y 7,9. Si estudiamos las cinco regiones que sucesivamente enviaron al ojo trípticos de energía idénticos y comparamos sus reflectancias integradas escalonadas con las reflectancias de las fichas de igualación de Munsell, observaremos que todos los valores concuerdan perfectamente. En otras palabras, en los trípticos de reflectancias integradas hemos llegado a identificar un equivalente o correlato físico, de elevada precisión, de las sensaciones de color. Los datos caen a lo largo de la línea de 45 grados, que describe el lugar de una correlación perfecta *(véase la ilustración de la página 73)*.



UN PUNTO LUMINOSO EN EL VACIO, esto es, un simple punto de luz de banda estrecha visto en un medio completamente oscuro, tiene un color que, se diría, depende siempre de su longitud de onda. El color puede explicarse también, sin embargo, por la teoría retinex en función de la luminosidad tal como es percibida por los tres sistemas receptores del ojo. Las mediciones de tipo psicofísico muestran que cuando se le presenta al ojo un punto luminoso en el vacío, la luminosidad percibida se modifica sólo ligeramente por cambios muy grandes en el flujo, tal como se indica por la línea recta. Por ejemplo, si el punto está compuesto de una estrecha banda de longitud de onda centrada, verbigracia 600 nanómetros, los tres pigmentos de los conos absorberán el flujo en cantidades distintas debido a la forma de sus curvas de absorción. En unidades arbitrarias, el pigmento de onda larga podría absorber 80 unidades, el pigmento de onda media 20 unidades y el pigmento de onda corta máxime unas pocas décimas de unidad. Si estas relaciones se traspasan a una cuadrícula sobre la curva del punto en el vacío, los valores correspondientes de luminosidad serán de 9 para las ondas largas, 8,5 para las medias y 7,5 para las cortas. La combinación de luminosidades se percibe como una luz naranja-rojiza, que no se distingue en condiciones normales.

Acabamos de ver un equivalente o correlato físico de la luminosidad; hemos encontrado asimismo que las reflectancias integradas escalonadas de las cinco regiones, que enviaban idénticos trípticos de flujos a nuestros ojos, son las mismas que las reflectancias de las fichas de igualación de Munsell. Esta correlación nos permite usar reflectancias integradas escalonadas como una medida del equivalente de luminosidad. El problema deriva ahora hacia cómo el ojo obtiene la luminosidad que corresponde a las reflectancias de los objetos en cada banda de ondas.

Una cosa es medir un tríptico de equivalentes de luminosidad usando un filtro retinex acoplado a un fotomultiplicador; otra cosa totalmente distinta para el ojo es determinar las luminosidades en un mundo desigualmente iluminado, sin láminas de papel blanco que le sirvan de referencia. Describí anteriormente la capacidad de un sistema receptor aislado -el sistema hipersensible de visión de los bastones- para clasificar los objetos en correcto acuerdo con la reflectividad inherente en los mismos, e independientemente de si los objetos se hallaban en una región del espacio visual brillante o débilmente iluminada. La capacidad de un sistema receptor para trabajar en este sentido hace plausible que los otros tres sistemas de visión diurna normal posean la misma capacidad, cada uno de los cuales ve el mundo a través de una amplia pero restringida región del espectro, las regiones que nosotros duplicamos con los filtros retinex. Cada sistema forma una imagen de luminosidad del mundo, que es distinta. Las imágenes no se mezclan sino que se comparan. La comparación de luminosidades en cada región da lugar a una escala de sensa-

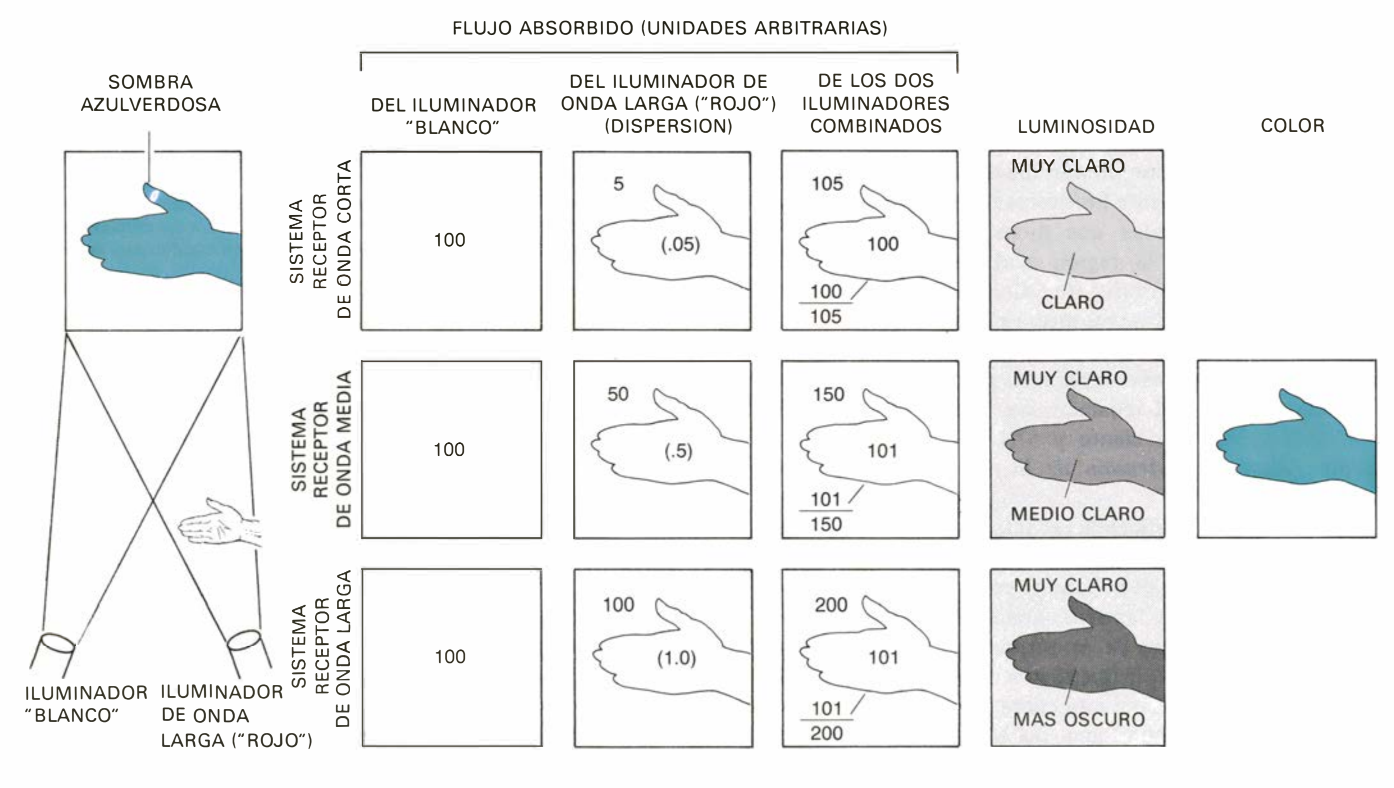
ciones que nosotros conocemos como color.

¿Cómo puede el sistema biológico generar una jerarquía y una espaciación de valores de luminosidad, conociendo sólo el flujo procedente de cada punto en una escena y desconociendo el patrón de iluminación, así como las reflectancias de los objetos? El esquema que voy a describir es el más general de los que hemos encontrado que cubren estas limitaciones; su incorporación fisiológica podría asumir muchas formas.

Séame permitido empezar resaltando la importancia de los bordes para definir objetos o regiones en un cuadro escénico. Si se ilumina intensamente una lámina de papel blanco desde un lado, no se aprecia discontinuidad en el color, de un lado al otro. Imaginemos ahora dos detectores de luz que se han colocado para medir la luminancia procedente de dos sitios diferentes del papel. Si la iluminación no es uniforme, las luminancias de los dos sitios serán naturalmente diferentes. Al acercar los detectores uno hacia el otro, las luminancias alcanzan el mismo valor, y la relación de las dos medidas se aproxima a la unidad. Sin embargo, si los dos detectores cubren el límite entre dos regiones que difieren abruptamente en reflectancia, tal como sería el caso de un cuadrado gris pálido sobre un papel blanco, la relación de las medidas de los dos detectores se acercará a la relación de las dos reflectancias. Así pues, el simple procedimiento de tomar la relación entre dos puntos adyacentes puede al mismo tiempo detectar un borde y eliminar el efecto de iluminación no uniforme. Si nosotros revelamos toda la imagen en función de las relaciones de luminancias en puntos muy próximos, podemos generar infinidad de números que son independientes de la iluminación. Estos números dan la relación de reflectancias en el límite entre regiones adyacentes; pero todavía no hemos averiguado las reflectancias propiamente dichas.

Para determinar las reflectancias, necesitamos conectar todas estas relaciones de reflectancias con el campo de visión. Dada la relación de luminancias entre los bordes de una primera región y otra segunda, multiplicamos esto por la relación de luminancias entre el límite de la segunda región y una tercera. Este producto de relaciones se aproxima a la relación de reflectancias entre la primera y la tercera regiones, independientemente de la distribución de la iluminación. De modo similar, podemos obtener la relación de reflectancias entre dos regiones cualesquiera en una imagen, por separadas que se encuentren una de la otra, multiplicando las relaciones de todos los límites entre la región inicial y la más alejada. Podemos establecer también la relación de la reflectancia de cualquier región extrayendo el producto secuencial alcanzado en dicha región *(véanse las ilustraciones de las páginas 74 y 75).*

Nos estamos ya acercando a dar con la respuesta de la pregunta: ¿Cómo puede el ojo averiguar la reflectancia de una región sin establecer una comparación típica inmediata a esa región? El producto secuencial puede usarse como un sustituto de la colocación de dos regiones



SOMBRA COLOREADA AZUL VERDOSA que aparece cuando colocamos una mano u otro objeto en el haz de un proyector que está emitiendo luz de onda larga ("roja") sobre una pantalla, mientras la pantalla se encuentra iluminada al mismo tiempo por un haz de luz blanca. El autor se refiere a la descripción de Otto von Guericke en 1672, quien advirtió las sombras coloreadas producidas por una vela como la primera observación de importancia para el mecanismo de la formación de la imagen y el color. En el análisis de la derecha, un proyector envía luz blanca sobre la pantalla. El otro proyector, equipado con un filtro rojo, envía sólo longitudes de onda larga a la pantalla. Suponemos que la luz blanca produce 100 unidades arbitrarias de flujo por cada uno de los receptores de onda corta, media y larga. El flujo de onda larga se absorbe por los tres sistemas receptores en proporciones diferentes: 100 unidades absorbidas por el sistema de onda larga, 50 por el de onda media y 5 por el sistema de onda corta. (Una pequeña cantidad de luz de onda larga dispersa aparece también en la sombra.) La tercera columna de recuadros muestra las cantidades combinadas de flujo de ambas fuentes absorbidas por cada sistema receptor. Las fracciones representan la relación en los límites del flujo desde dentro de la sombra, dividido por el flujo procedente de fuera. La cuarta columna muestra la luminosidad de cada sistema receptor. La luminosidad del lugar más claro en la escena, para cada sistema receptor, se hallará próxima a la cima de la escala de luminosidad, estando determinada por el flujo de energía radiante, del mismo modo que un punto tiene su luminosidad determinada por el flujo. El tríptico de luminosidad dentro de la sombra cae en la región del espacio de color que el ojo recibe como azul verdoso.

adyacentes una de la otra, haciendo de esta manera factible para el ojo una operación fotométrica.

Nos resta poner de manifiesto cómo puede el ojo descubrir la región de más alta reflectancia en el campo de visión, y decidir luego si tal región es realmente blanca o de cualquier otro color. En el modelo que hemos propuesto, los productos secuenciales se calculan a lo largo de muchos trayectos arbitrarios que vagan a través de la configuración bidimensional de energías en el modelo "retina". Puesto que los trayectos pueden empezar en cualquier sitio, no precisamente en las regiones de mayor reflectancia, se toma arbitrariamente el primer valor de cualquier secuencia como constituyendo el 100 por cien. Debido a esta ficción intencionadamente adoptada, el producto secuencial se hace mayor que la unidad siempre que el trayecto alcanza una región cuya reflectancia es mayor que la de la región de partida.

La consecución de un producto secuencial mayor que la unidad indica que la secuencia debe comenzar de nuevo, utilizando la nueva región de más alta reflectancia como el valor 100 por cien. Este procedimiento es el corazón de la técnica para encontrar la más alta reflectancia en el trayecto. Cuando la trayectoria alcanza su reflectancia más alta en la escena, cada uno de los productos secuenciales computados de aquí en adelante se convierten en una fracción del valor más alto. Se ha diseñado un programa computador satisfactorio a fin de estudiar el número de trayectos, sus longitudes y circunvoluciones, los valores umbrales para reconocer los límites y, quizá lo más importante, cómo utilizar todos los trayectos a partir de cada región.

La contrapartida biológica de este programa se realiza en regiones o porciones indeterminadas del trayecto entre la retina y la corteza cerebral. El proceso que corresponde al cómputo de productos secuenciales no afecta al promedio de regiones o al promedio de flujo. Sin embargo, sí implica un cálculo aritmético que se extiende sobre todo el campo visual. Es más, ya que se ven fenómenos importantes en un pulso de luz, todos los cálculos y conclusiones referentes a la luminosidad deben llevarse a cabo en fracciones de segundo, independientemente de los movimientos del ojo. Con un solo pulso, el movimiento del ojo no es necesario, por definición. Con iluminación continua, los movimientos rápidos normales del ojo sirven probablemente para mantener fresco el proceso.

Con nuestro modelo de ordenador podemos obtener un tríptico de luminosidades para cada región del Mondrian en color, que se corresponde estrechamente con luminosidades que podrían medirse con un filtro retinex asociado a un fotomultiplicador. El color correspondiente a cualquier tríptico dado puede visualizarse con la ayuda del color "sólido" que hemos construido, en el cual los colores de Munsell se hallan dispuestos en tres dimensiones en "el espacio de luminosidad-color" de acuerdo con sus valores de luminosidad medidos en tres bandas de onda a través de los filtros retinex *(véase la ilustración de la página 76)*.

En imágenes normales, puede generarse la sensación de luz blanca por cualquier región que se halle en la cima de la escala de luminosidades en los tres sistemas retinex. Por otro lado, una región que se encuentre en la cima de sólo dos de las tres escalas de luminosidad, se verá como cualquier otro color. Por tanto, una región que se halle en la cima de la escala de luminosidad en los sistemas de onda larga y media, pero cuya luminosidad quede superada por otra región en el sistema de onda corta, se verá amarilla y no blanca. Una comparación similar de trípticos de luminosidades en el mismo sitio dentro de cada escena proporciona la sensación de color, región por región, a pesar de las variaciones de iluminación no predecibles.

Si miramos las fotografías en blanco y negro obtenidas a través de filtros retinex, observaremos una diferencia tajante en luminosidad para la mayoría de los objetos entre la fotografía que representa el sistema de onda corta y cualquiera de las fotografías que representen los otros dos sistemas. Aun así, las diferencias, relativamente pequeñas, entre las luminosidades de onda larga y las de onda media son las responsables de que se experimenten los rojos y verdes brillantes.

Una respuesta tan segura y sensible a pequeñas diferencias de luminosidad aporta la base para la visión de colores en condiciones anómalas, muy distantes de aquellas en que el ojo evolucionó hasta ver. Dos ejemplos de interés son: el color de un punto de luz en una región circundante totalmente desprovista de luz y el espectro de colores producido por un prisma.

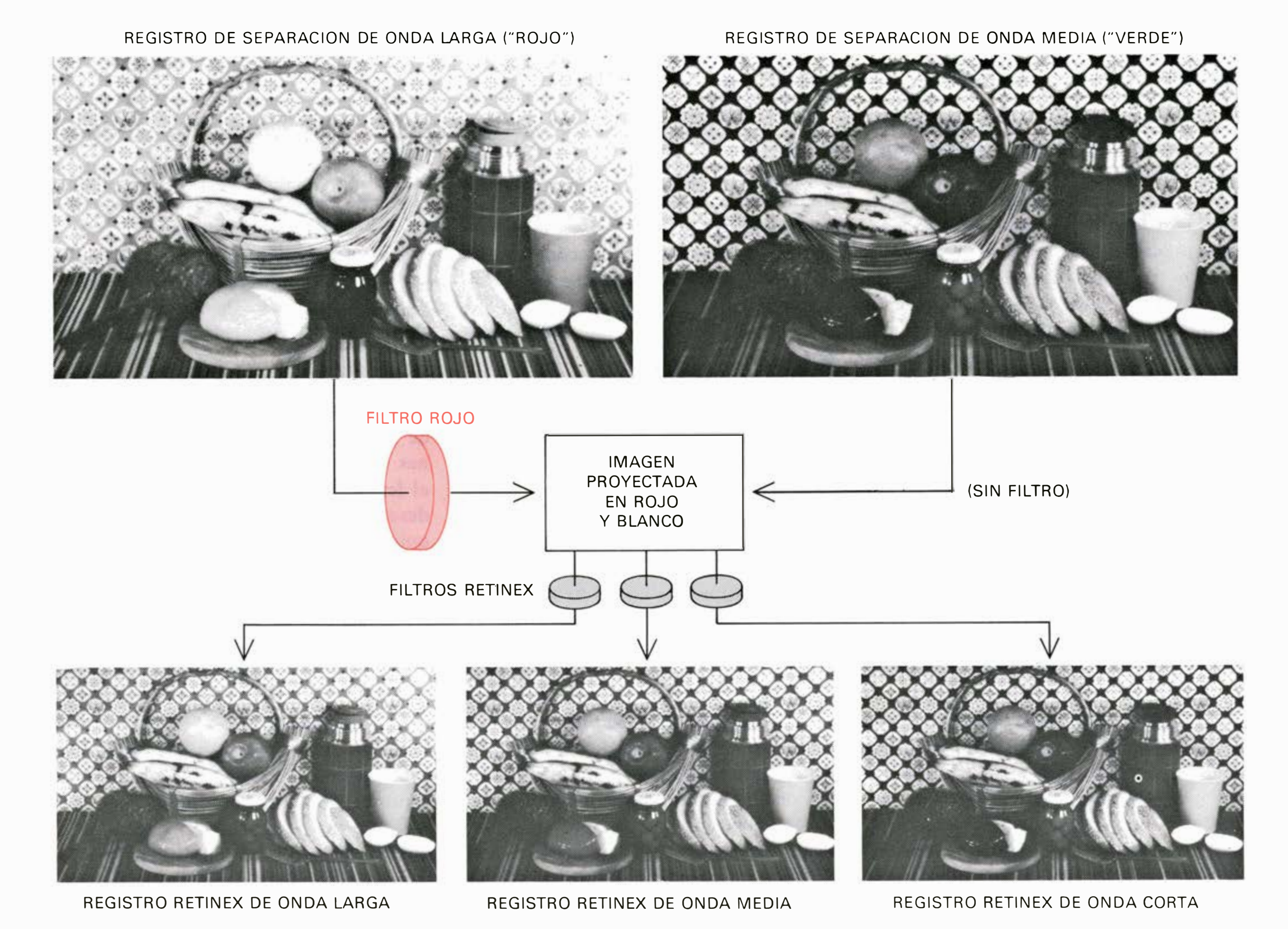
Se puede medir fácilmente el flujo que llega al ojo desde un punto de luz en el vacío. Al cambiar el flujo, se puede calcular el cambio correspondiente en luminosidad percibida. Descubrimos entonces que la luminosidad estimada varía suavemente ante cambios muy bruscos en el flujo. Por ejemplo, amortiguando el flujo en una gran proporción, se verá sólo una pequeña reducción en luminosidad. Si el punto luminoso está compuesto por una estrecha banda de longitud de onda larga, verbigracia 600 nanómetros, puede esperarse que los tres sistemas receptores de los conos absorban la radiación en cierto grado; ahora bien, y en una cifra significativa, los conos de onda larga absorberán más radiación que los otros dos tipos. Cuando los tres valores se leen sobre una escala de luminosidades percibidas, las tres luminosidades son 9 en el sistema de onda larga, 8,5 en el sistema de onda media y 7,5 en el sistema de onda corta *(véase la ilustración de la página 77)*. Esta combinación de luminosidades se ve como anaranjado rojizo claro, un color no percibido comúnmente en condiciones ordinarias, a no ser que las superficies sean fluorescentes. El espectro, llamativamente anómalo, puede contemplarse como una serie de tres gradientes continuos, lateralmente desplazados, que involucran al propio tiempo propiedades de puntos y propiedades de regiones. A partir de estas propiedades se puede predecir los colores del espectro, mientras que no es posible, como hemos visto, atribuir una composición espectral específica a la radiancia de una zona en color de la vida diaria.

Quizás en la primera observación agudamente relevante para el mecanismo de la formación del color en las imágenes no sea el espectro de Newton, sino el fenómeno de las sombras coloreadas, descrito en 1672 por Otto Von Guericke, quien escribió: "Ocurre así: en la temprana aurora matutina se puede producir una sombra azulada clara sobre un trozo de papel blanco [sosteniendo] un dedo u otro objeto [...] entre un cirio encendido y el papel debajo del mismo". Este importante experimento, lo sabemos ahora, representa un ejemplo elemental de la generación de tres luminosidades distintas sobre los tres sistemas receptores. Un diagrama del mismo con luz de onda larga ("roja") y luz blanca, aparece en la ilustración de la página 78. Aquí el color de la sombra es azul verdoso. El diagrama muestra que el tríptico de luminosidades en la sombra corresponde al color azul verdoso que podríamos asignarle a partir de su posición en el espacio de luminosidad-color.

Podemos entender ahora las imágenes en rojo y blanco de nuestro trabajo inicial como un procedimiento que transporta la sombra coloreada a una familia ricamente abigarrada de colores, que no

es mayor en sombras sino en imágenes. Los colores vistos en una proyección en rojo y blanco pueden predecirse fácilmente mediante la generalización del análisis seguido en la predicción del color de la sombra de Von Guericke. Para demostrar este punto, reproducimos en esta página la separación de las imágenes en "rojo" y "verde", utilizadas para hacer una proyección multicoloreada en rojo y blanco. (En esta demostración no se intenta reproducir los colores vistos en la imagen policroma real.) La proyección en rojo y blanco se fotografió a través de combinaciones de películas de filtros retinex de onda larga, media y corta. Las tres imágenes están reproducidas debajo de la pareja de imágenes de separación de onda larga y de onda media, que fueron superpuestas para lograr la imagen en rojo y blanco. El punto a destacar aquí es que cuando el ojo ve las imágenes en rojo y blanco sobre la pantalla con su propio sistema retinex, está provisto de un tríptico de luminosidades para cada porción de la escena, que semeja el tríptico que obtendría si viera la escena original directamente. En este importante punto de convergencia de las sombras azul verdosas, con las imágenes coloreadas, conseguidas con la composición en rojo y blanco, la continuada adición y multiplicación de las relaciones determina la luminosidad de cada subregión. Por último, todos estos principios se aplican en la visión ternaria de cada día, la cual crea una imagen de luminosidad distinta para cada uno de los tres sistemas sensoriales y los compara con el fin de generar el color.

La cadena de teorías y experimentos, trabados entre sí, empezó hace 25 años con la observación de que las energías relativas de los proyectores en rojo y blanco podían alterarse sin cambiar los nombres de los diferentes colores. Esta observación negaba la explicación simplista, en función del contraste, fatiga y entorno, y condujo a la idea fundamental de sistemas independientes formadores de imágenes de onda larga y corta, que finalmente evolucionó hacia el concepto de tres sistemas retinex independientes y a la demostración mondriana. La idea del porcentaje de luz disponible en cada banda de onda como una variable determinante y la técnica para medirla, evolucionó hacia el concepto de que las luminosidades mantienen una jerarquía independiente en las bandas de onda larga y corta. Esta técnica de medición evolucionó, a su vez, desde la proyección de una imagen en blanco y negro a la



LOS REGISTROS RETINEX de proyecciones en rojo y blanco muestran que las imágenes en rojo y blanco producen un tríptico de luminosidades para cada parte de la escena, que son coherentes con las sensaciones de color observadas. Las dos fotografías en la mitad superior de esta ilustración son reproducciones de los registros de separación de onda larga *(izquierda)* y onda media *(derecha)*, obtenidos del bodegón original. El registro de onda larga se proyectó sobre una pantalla con un filtro de onda larga (rojo) incorporado en el haz de luz. El registro de onda media se proyectó de forma superpuesta sobre la misma pantalla, con la luz procedente de una lámpara de filamento de volframio. Se obtuvieron entonces tres fotografías retinex de las imágenes proyectadas sobre la pantalla. Los registros retinex se reproducen en la parte inferior de la ilustración: la onda larga a la izquierda, la onda media en el centro y la onda corta a la derecha. Los colores vistos en las proyecciones en rojo y blanca son aquellos que uno esperaría de sus trípticos de luminosidades. La manzana aparece clara sobre el registro largo y más oscura en los registros medio y corto. La naranja es más clara sobre el registro largo, intermedia sobre el registro medio y más oscura sobre el corto. No deja de resultar impresionante el que con sus propios sistemas retinex el observador pueda ver un azul, un cesto marrón y unos plátanos amarillo pálido con diferencias de luminosidad tan pequeñas como para desafiar el proceso de fotograbado seguido aquí.

composición de papeles coloreados en el Mondrian en color. La manifiesta estabilidad y constancia de las luminosidades en todos los papeles del Mondrian, cuando una simple banda de onda lo ilumina con intensidad variable, robustece la teoría de que cada papel coloreado tiene tres reflectancias en tres bandas de onda y que estas reflectancias están conectadas con las características biológicas: las luminosidades.

Un Mondrian en blanco y negro mostraba que la desigualdad en la iluminación, el tamaño y la forma de la región y en la extensión de sus límites era, en definitiva, irrelevante para la luminosidad. Lo que hacía falta era algo inalcanzable; se trataba de una lectura aritmética de los límites: el producto secuencial de relaciones en los bordes o límites. Para el Mondrian en color se reconoció inicialmente que la relación de los límites requería una relación de la integral del producto, en cada longitud de onda. de la absorbancia del pigmento de los conos multiplicado por la reflectancia del papel coloreado y multiplicado por la iluminación. Se sacaron las distintas integrales a lo largo de las bandas de onda de los tres pigmentos de los conos. En una larga serie de observaciones binoculares de comparación y selección. la cantidad que satisfacía la integral demostró estar impresionantemente bien correlacionada con la luminosidad; en particular ello era así después de comprobar que el escalonamiento o la espaciación de la integral de la reflectancia debía hacerse corresponder con la espaciación de la cantidad de luminosidad biológica. Esto condujo a la designación "reflectancia integrada escalonada" como el componente externo con quien el sistema retinex relaciona su componente interno: la luminosidad construida.

Puede disponerse el color en el espacio luminoso con ejes de luminosidad para onda larga, media y corta. Todos los colores visibles residen en este espacio, con independencia del flujo; cada color posee una posición única, dada por los tres valores axiales de luminosidad. Debemos recordar que la realidad del color se encuentra en este espacio. Cuando no se ilumina, fotografía y mide el Mondrian en color de una manera uniforme, la reflectancia de la fotografía entonces ya no se corresponde con el color, sino que lo hace la luminosidad. Los tres conjuntos de relaciones de integrales en los límites y el producto de estas integrales dentro de un conjunto emergen como los determinantes físicos en la sociedad formada entre el sistema biológico y las regiones del mundo exterior.

Disclinaciones

Son defectos en materiales deformados o distorsionados. A diferencia de lo que ocurre con un defecto relacionado con ellos, la dislocación, no aparecen en los cristales ordinarios, si bien son frecuentes en estructuras periódicas delgadas

William F. Harris

Un sólido cristalino suele describirse como un conjunto de átomos o moléculas dispuestos de forma perfectamente regular. No obstante, los cristales reales nunca son perfectos: siempre hay fallos en la disposición de los átomos o las moléculas. Podría parecer que la mayoría de estos defectos son roturas sin importancia, que pueden ignorarse. Pero éste no es el caso. Las imperfecciones de la red cristalina son responsables de muchas de las propiedades físicas y químicas de los sólidos. Es más, la propia naturaleza de las imperfecciones en sí mismas tiene un interés. Resulta que una estructura regular puede tener fallos sólo de unos pocos tipos, bien definidos.

Un tipo de imperfección cristalina, que ha sido objeto de investigación intensiva, en particular en metales y semiconductores, es la dislocación. Es el resultado de una traslación o desplazamiento lineal de una parte del cristal con respecto a otra. En los últimos años, se ha empezado a examinar un defecto relacionado con éste, al que se ha dado en llamar disclinación ("disclination"). En un sólido disclinado, una parte de la estructura está desplazada por rotación, en vez de estarlo por traslación.

El estudio de las disclinaciones tiene su origen en la física de los sólidos cristalinos, si bien las disclinaciones se observan raramente en cristales tridimensionales ordinarios, como los metales por ejemplo. Aparecen en la disposición de moléculas orientadas, como la que forman los cristales líquidos. Lo que es más: se trata de elementos estructurales importantes en algunos materiales ordenados que no son los cristales típicos, verbigracia, las cubiertas proteicas de los virus. Las disclinaciones pueden observarse también en los dibujos de las huellas digitales, en las pieles estriadas de algunos animales como las cebras y en los trabajos de cestería.

La geometría de las dislocaciones y la de las disclinaciones puede ilustrarse imaginando un material sin estructura microscópica y dotado de propiedades mecánicas ideales. El primer paso para crear un defecto adecuado es cortar hasta la mitad una esfera de este material, de forma que el corte termine sobre un diámetro de la esfera. Luego, se introduce en la rendija un semidisco delgado del mismo material.

Si el semidisco insertado se mantiene en este lugar mediante un pegamento ideal, todas las fuerzas externas que actúen sobre la esfera podrán eliminarse, aunque las tensiones internas persistan. En este cuerpo deformado, las dos caras del corte original permanecen paralelas en todos los puntos: cambian solamente su localización relativa, pero no su orientación; por ello, el defecto así creado recibe el nombre de dislocación.

La disclinación puede formarse por un procedimiento similar. De nuevo, cortemos una esfera hasta la mitad, pero en vez de separar las caras del corte desplazándolas paralelamente, las separaremos presionando a lo largo de la circunferencia de la esfera, e insertemos una cuña de material (para ser precisos, la pieza introducida no es una cuña sino un sector esférico). Una vez más, el material insertado se pega allí, dejando un cuerpo internamente tenso. En este caso, las caras del corte han girado, y no sólo ha variado su posición relativa, sino también su inclinación; de ahí el término "desinclinación" propuesto por Sir Charles Frank, de la Universidad de Bristol, aunque el nombre se cambió posteriormente a instancias de un gramático, que no estaba inclinado a conceder un nuevo significado a esta palabra.

Si el pegamento empleado en estos experimentos ideales fuera perfecto, no podrían distinguirse las superficies cortadas y vueltas a juntar. Mirando el cuerpo deformado es imposible decir por dónde se ha cortado o en dónde se ha insertado el nuevo material. Las tensiones y deformaciones causadas por la inserción del nuevo material se distribuyen uniformemente por todo el cuerpo. Salvo una excepción, no hay singularidades o puntos especialmente diferenciados de sus vecinos en ningún lugar de la esfera.

La excepción es el diámetro definido por el corte original. Si pudiéramos insertar desde la superficie de la esfera una sonda que midiera las tensiones internas, manifestaría un incremento de la tensión, continuo y uniforme, hasta alcanzar el centro. En el centro, y a lo largo del diámetro en donde termina el corte, la tensión se hace infinita. Este infinito surge independientemente del espesor del semidisco o cuña insertados. Una deformación mayor incrementa la tensión en todas las demás partes del cuerpo, pero la tensión es infinita a lo largo del diámetro, incluso con una inserción arbitrariamente delgada. La influencia del defecto se puede apreciar por todo el cuerpo, pero es conveniente considerar el defecto localizado a lo largo de la línea de tensión infinita; esta línea se llama línea de dislocación o línea de disclinación.

Evidentemente, los materiales reales no pueden soportar tensiones infinitas; por ello, estos experimentos ideales no podrían realizarse en una sustancia real. La intuición sugiere ya que no se puede forzar a un semidisco o una cuña hasta el centro de la esfera cortada sin romper o desgarrar el objeto. Para orillar esta dificultad se suele hacer un agujero en la esfera a lo largo del diámetro, dejando el centro hueco. Entonces la esfera puede describirse formalmente como un toro. Las dislocaciones y disclinaciones pueden crearse como en la esfera, pero ahora la tensión varía uniformemente, de punto a punto, en toda la estructura. No hay puntos o líneas donde la tensión

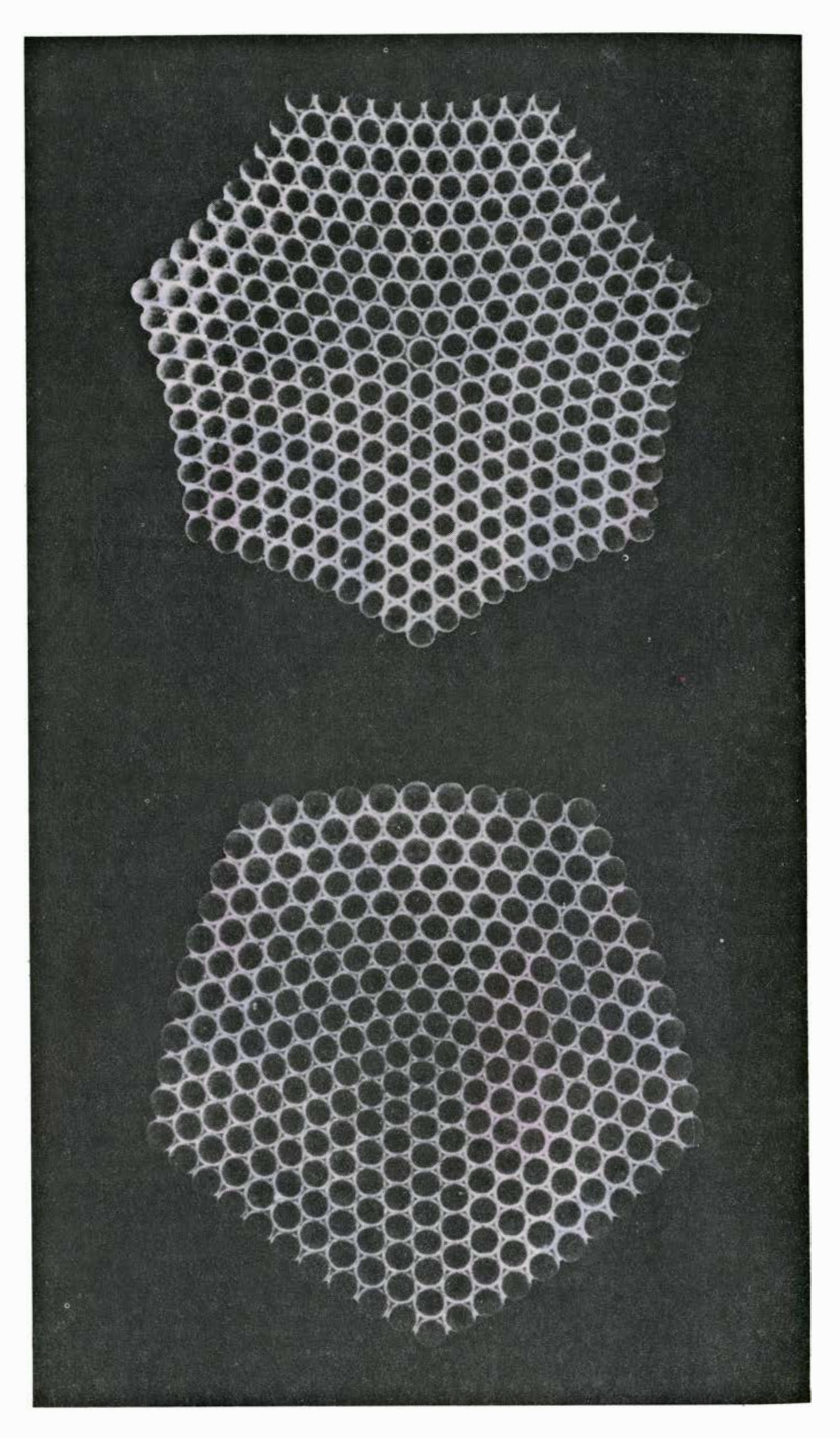
sea infinita. La línea de dislocación o de disclinación pasa por el núcleo, que puede dejarse vacío o rellenarse de material una vez creado el defecto.

Cada una de las deformaciones que he descrito se obtienen como resultado de un simple movimiento de las superficies cortadas. Existen otros muchos desplazamientos posibles. En un toro que se ha cortado desde el perímetro hasta el centro, se genera una dislocación mediante cualquier desplazamiento, paralelo y relativo, de las caras cortadas y se forma una disclinación por rotación de las dos caras alrededor de cualquier eje.

La gran variedad de posibles dislocaciones y disclinaciones puede analizarse en función de tres clases generales, definidas por tres ejes perpendiculares entre sí. El tipo de dislocación considerado antes, en el que las caras cortadas se separan desplazándolas paralelamente, resulta de una traslación a lo largo de un eje perpendicular a las superficies de corte. Se llama una dislocación en arista. Una dislocación en arista surge también cuando las caras se empujan una contra la otra, en vez de alejarlas; hay que quitar, en lugar de añadir, parte de material. Otra dislocación en arista surge del desplazamiento de una cara a lo largo de un eje que está en el plano de las superficies cortadas y pasa por el eje del toro; de nuevo, el movimiento puede ser en cualquiera de las dos direcciones, hacia el centro del toro o alejándose de él. El tercer eje considerado es paralelo a las caras cortadas y lo es también al eje del toro. El resultado del desplazamiento a lo largo de este eje (en una u otra dirección) se llama dislocación helicoidal. Un toro con una dislocación helicoidal se parece a una arandela de seguridad de uso corriente.

La disclinación descrita anteriormente viene generada por una rotación de las caras cortadas alrededor del eje del toro o de la esfera. Debido a la forma de la separación resultante, se llama disclinación en cuña. También en este caso el movimiento puede invertirse, a condición de eliminar una cuña adecuada de material.

De las rotaciones alrededor de uno de los dos ejes perpendiculares a éste resultan dos tipos de deformaciones conocidas por disclinaciones en torsión. Uno de estos ejes se halla en el plano del corte y pasa por el centro del toro. Aunque la rotación alrededor de este eje se clasifica como disclinación en torsión, abre una brecha que puede rellenarse con una cuña de material, lo que da lugar a una desafortunada confusión terminológica. El carácter de torsión de



LAS DISCLINACIONES EN CUÑA alteran la simetría de rotación de una red de burbujas flotantes. La red se construye reuniendo burbujas, pequeñas y uniformes, en una disposición compacta. Como ocurre en toda disposición compacta de esferas, presenta simetría rotacional de orden seis: cada burbuja está rodeada de otras seis. En la película de burbujas fotografiadas en la parte superior, se ha creado una disclinación mediante un proceso equivalente a separar dos filas de burbujas hasta abrir un espacio vacío desde la periferia hasta la burbuja central, e insertando luego una cuña de 60 grados de anchura (un triángulo equilátero de burbujas). La simetría de la estructura pasa a ser entonces de orden siete: la burbuja central tiene siete vecinas. La película de la parte inferior se obtuvo también transformando una película hexagonal, pero en este caso se quitó una cuña de 60 grados de ancho, y los extremos libres volvieron a unirse. La disposición resultante tiene simetría de orden cinco. Los lugares donde se ha insertado o quitado un sector no pueden identificarse. Las tensiones producidas por la deformación se han distribuido a través de toda la estructura. A pesar de ello, conviene considerar el defecto situado en la burbuja central.

la disclinación restante aparece con mayor evidencia. Se ha generado por rotación de las caras alrededor de un eje perpendicular a ellas, y, en el caso más sencillo, el movimiento es equivalente al empleado al escurrir una toalla. Las caras de corte giran deslizando simplemente una frente a otra, sin necesidad de añadir o quitar material.

La orientación de estos ejes es fija, pero sus posiciones no lo son. En una disclinación en cuña, por ejemplo, el eje de rotación tiene que ser paralelo al eje del toro o la esfera, pero no tiene que coincidir necesariamente con él. Ni siquiera debe el eje pasar a través de la estructura. Al desplazar el eje, cambia el aspecto de la disclinación, pero no su forma básica o su clasificación. Más aún, los defectos en sólidos no quedan limitados a movimientos a lo largo o alrededor de un solo eje. Cabe cualquier movimiento relativo de las dos caras, mientras permanezcan no distorsionadas las superficies de las mismas.

Todos estos movimientos, no obstante, pueden descomponerse en combinaciones de estas seis traslaciones y rotaciones fundamentales. Convendría hacer hincapié en que las dislocaciones y las disclinaciones se clasifican según su estructura, sin tener en cuenta el proceso a través del cual se ha formado el defecto. Hay otros medios de crear estos defectos, además de los que hemos descrito anteriormente.

Hemos considerado las dislocaciones y las disclinaciones en un medio continuo y sin estructura, pero en realidad no existen tales materiales. Puesto que todas las sustancias se componen de átomos, todas tienen una estructura interna a escala microscópica; en la mayoría de los sólidos, la disposición de los átomos tiene periodicidad espacial. Estas estructuras se distinguen por su simetría. Para el estudio de las dislocaciones y las disclinaciones son importantes dos tipos de simetría: de traslación y de rotación.

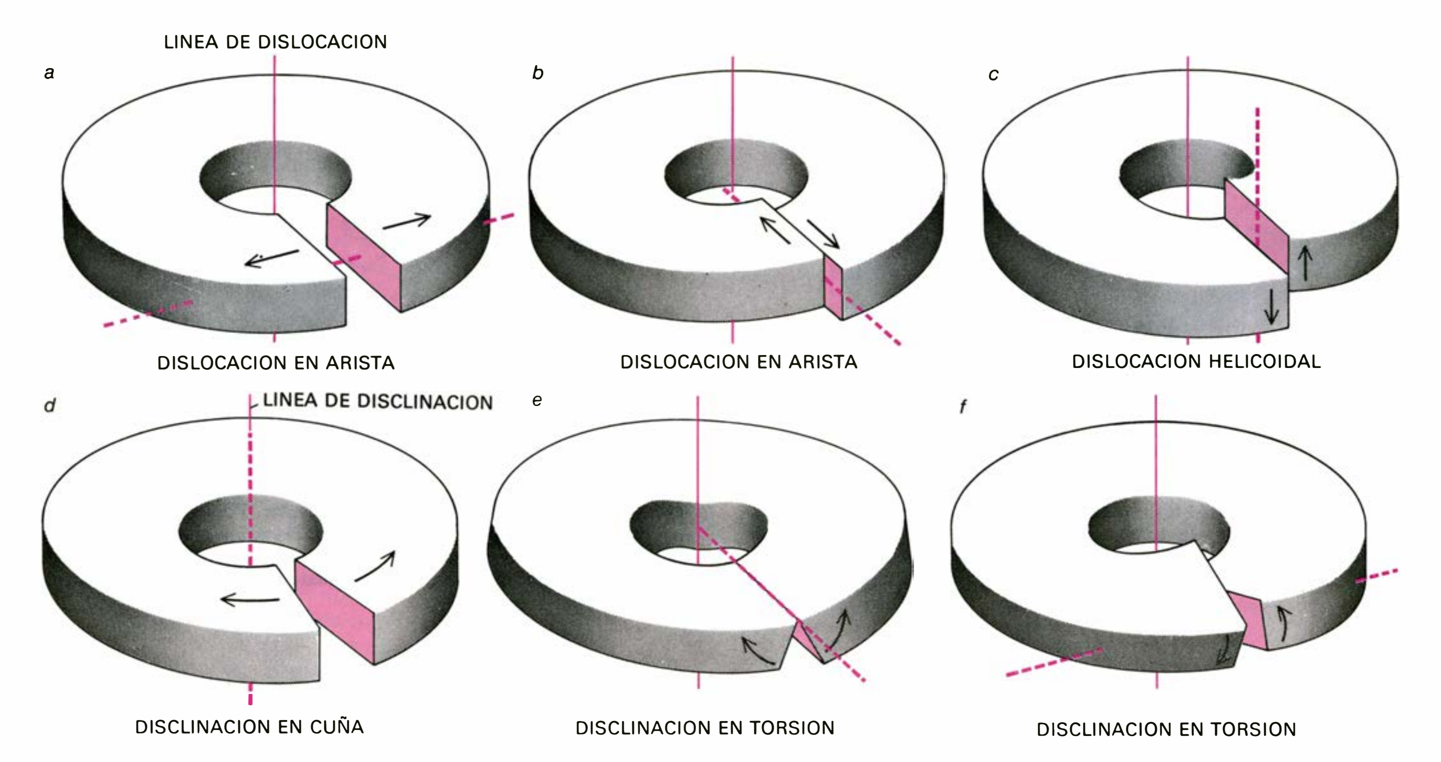
Las clases de simetría se definen por las "operaciones de simetría", que son movimientos u otras transformaciones que dejan invariante la forma o el aspecto de un cuerpo. La naturaleza de estas operaciones puede explorarse convenientemente en una estructura cúbica simple, en la que todos los átomos se encuentren en los vértices de los cubos. La simetría de traslación se manifiesta cuando esta red se desplaza en una dirección paralela a un conjunto de líneas de la red. Después de moverla una distancia equivalente al espaciado entre dos líneas, toda la estructura coincide consigo misma. Si hacemos abstracción de los límites o si imaginamos que la red es infinita, la nueva configuración no podrá distinguirse de la anterior. Puesto que este movimiento deja la estructura invariante, por definición se trata de una operación de simetría de la red.

La simetría de rotación se manifiesta cuando toda la estructura gira alrededor de un eje, por ejemplo, una línea determinada de la red, que se llama eje de simetría. En el caso de una red cúbica simple, la estructura coincide consigo misma después de girar 90 grados. Estos puntos de equivalencia se encuentran cuatro veces durante una revolución completa, y, por ello, se dice que el cristal tiene simetría de rotación de orden cuatro. Las simetrías de orden cuatro o seis son las más comunes en cristales; ningún cristal tiene una simetría de rotación de orden superior a seis. La simetría de orden uno es un caso trivial: cualquier objeto coincide consigo mismo después de una revolución completa.

DISLOCACION

DISCLINACION

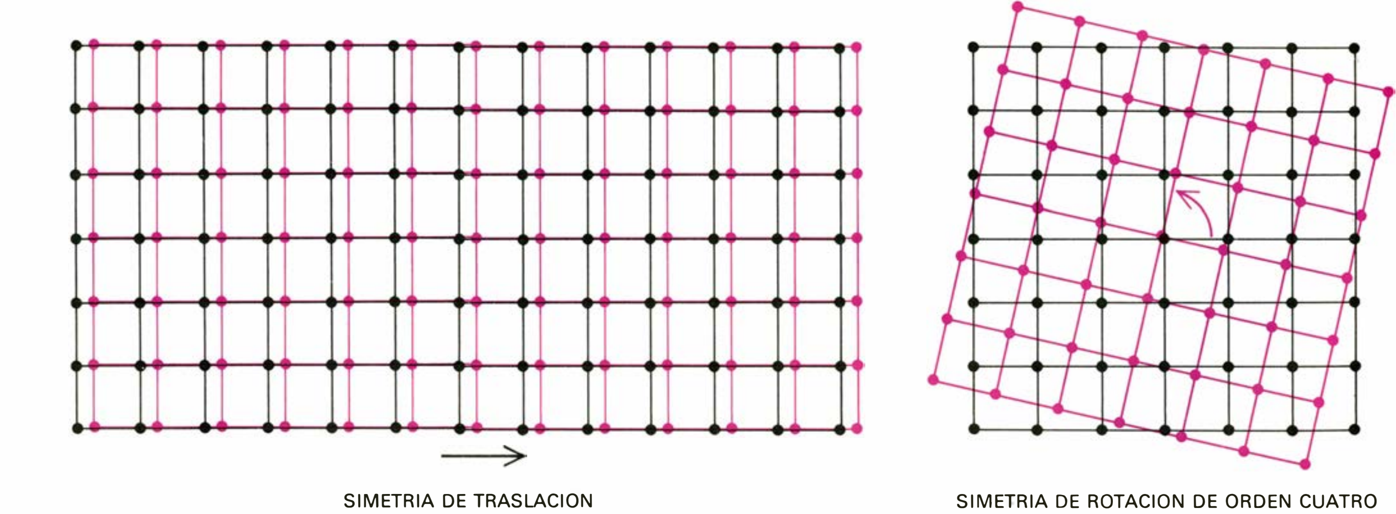
LA TRASLACION Y LA ROTACION en un cuerpo rígido dan lugar, respectivamente, a una dislocación y a una disclinación. Ambos defectos pueden crearse haciendo primero un corte en profundidad en el cuerpo; aquí, el corte se hace hasta la mitad de la esfera, de manera que la línea en la que termina el corte es un diámetro. En el cuerpo deformado, esta línea pasa a ser la línea de dislocación o la línea de disclinación. Si las superficies cortadas se separan de manera que permanezcan paralelas, y el espacio vacío entre ambas se llena con un semidisco del mismo material, el resultado es una dislocación *(izquierda).* Girando las superficies cortadas e insertando una cuña, se obtiene una disclinación *(derecha).* Si la esfera no tiene estructura periódica, puede insertarse un semidisco o cuña de cualquier dimensión. No obstante, la tensión aumenta al acercarse al diámetro, y llega a hacerse infinita a lo largo de la línea de dislocación o de la línea de disclinación.



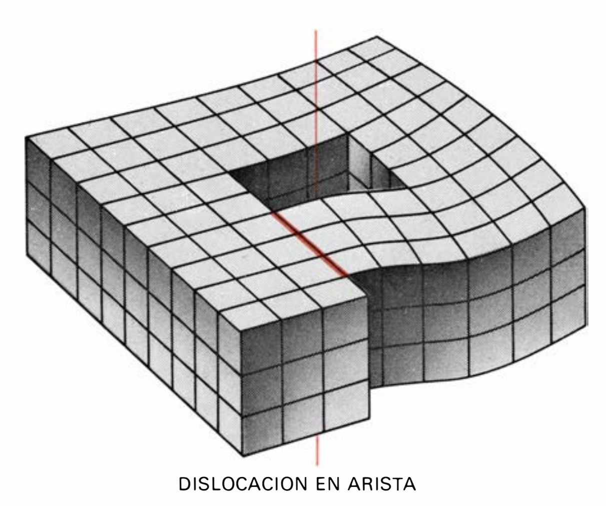
LA CLASIFICACION DE LOS DEFECTOS está determinada por el movimiento relativo de las dos superficies cortadas. Para evitar las tensiones infinitas que aparecen en una esfera deformada, los defectos se definen en un toro que se ha cortado desde el borde exterior hasta el núcleo hueco. Cualquier desplazamiento paralelo o, en otras palabras, cualquier movimiento que carece de componente rotacional, da lugar a una dislocación. Hay tres ejes para este movimiento: dos de ellos son perpendiculares al eje del toro y definen dislocaciones en arista *(a, b)* y el otro es paralelo al eje del toro y define la dislocación helicoidal *(c)*. Hay también tres ejes de rotación asociados a disclinaciones. La rotación alrededor del eje del toro da lugar a la disclinación en cuña *(d)*; las rotaciones alrededor de ejes perpendiculares al eje del toro originan defectos que se clasifican como disclinaciones en torsión *(e, f)*, aunque uno de ellos abre un espacio vacío en el cuerpo en forma de cuña *(e)*. Todo movimiento de las superficies cortadas puede descomponerse en traslaciones y rotaciones alrededor de estos seis ejes o ejes paralelos a ellos.

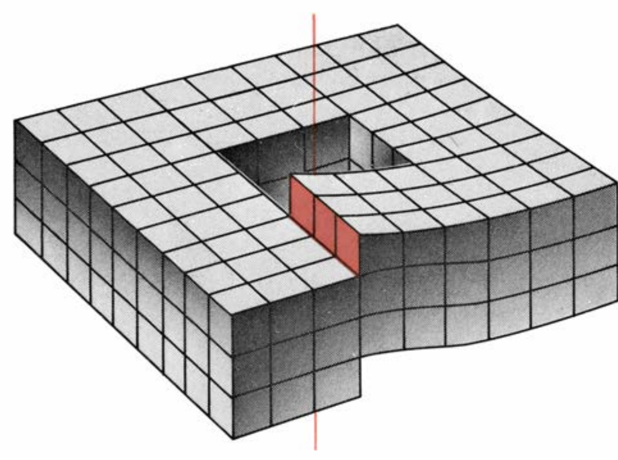
Las simetrías de los materiales con estructura imponen restricciones significativas a las dislocaciones y disclinaciones. En un medio carente de estructura, una disclinación en cuña puede formarse insertando un sector arbitrariamente delgado; independientemente del espesor de la cuña, las superficies pueden unirse sin costuras. No obstante, en una estructura cristalina con simetría finita, la inserción de este sector arbitrariamente delgado podría crear una fuerte discontinuidad. A lo largo de una de las superficies, por lo menos, donde el nuevo material se une con el antiguo, las redes podrían no coincidir. Y por ello el defecto no podría calificarse como una disclinación.

Los únicos casos en que la continuidad de la red cristalina se mantiene son aquellos en que la rotación de la disclinación coincide con una simetría de rotación de la red. Así, en una red cúbica simple las caras cortadas pueden girarse



LAS SIMETRIAS de los materiales que presentan periodicidad espacial confinan los movimientos relativos que generan dislocaciones o disclinaciones a aquellos que son operaciones de simetría del material. La simetría de traslación *(izquierda)* se observa en un desplazamiento de la red según una línea recta. Cuando la estructura se desplaza en una cantidad igual a la distancia entre dos líneas de la red, coincide con ella misma; ignorando los límites, la nueva posición no puede distinguirse de la primitiva. La simetría de rotación *(derecha)* permite observar una equivalencia similar cuando se gira la estructura alrededor de algún eje de simetría. Una red cúbica vuelve a coincidir consigo misma después de una rotación de 90 grados; al hallarse 4 de estos puntos equivalentes en una revolución completa, la red tiene simetría de rotación de orden 4.





LAS DISLOCACIONES en materiales con periodicidad espacial deben respetar la simetría de traslación de la red. Aquí se han creado las dislocaciones en estría y helicoidal en un cristal cúbico hipotético, cortando a lo largo de un plano de la red *(color)* y desplazando las caras cortadas en una unidad del espaciado reticular. Por este procedimiento, la continuidad de la red se mantiene a través de las superficies vueltas a unir. El núcleo de la dislocación, que rodea la línea de dislocación *(línea coloreada)* generalmente está lleno de material más o menos ordenado.

a

DISCLINACION EN CUÑA DE MAS 90 GRADOS

b

DISCLINACION EN CUÑA DE MENOS 90 GRADOS

c

DISCLINACION EN TORSION DE 90 GRADOS

d

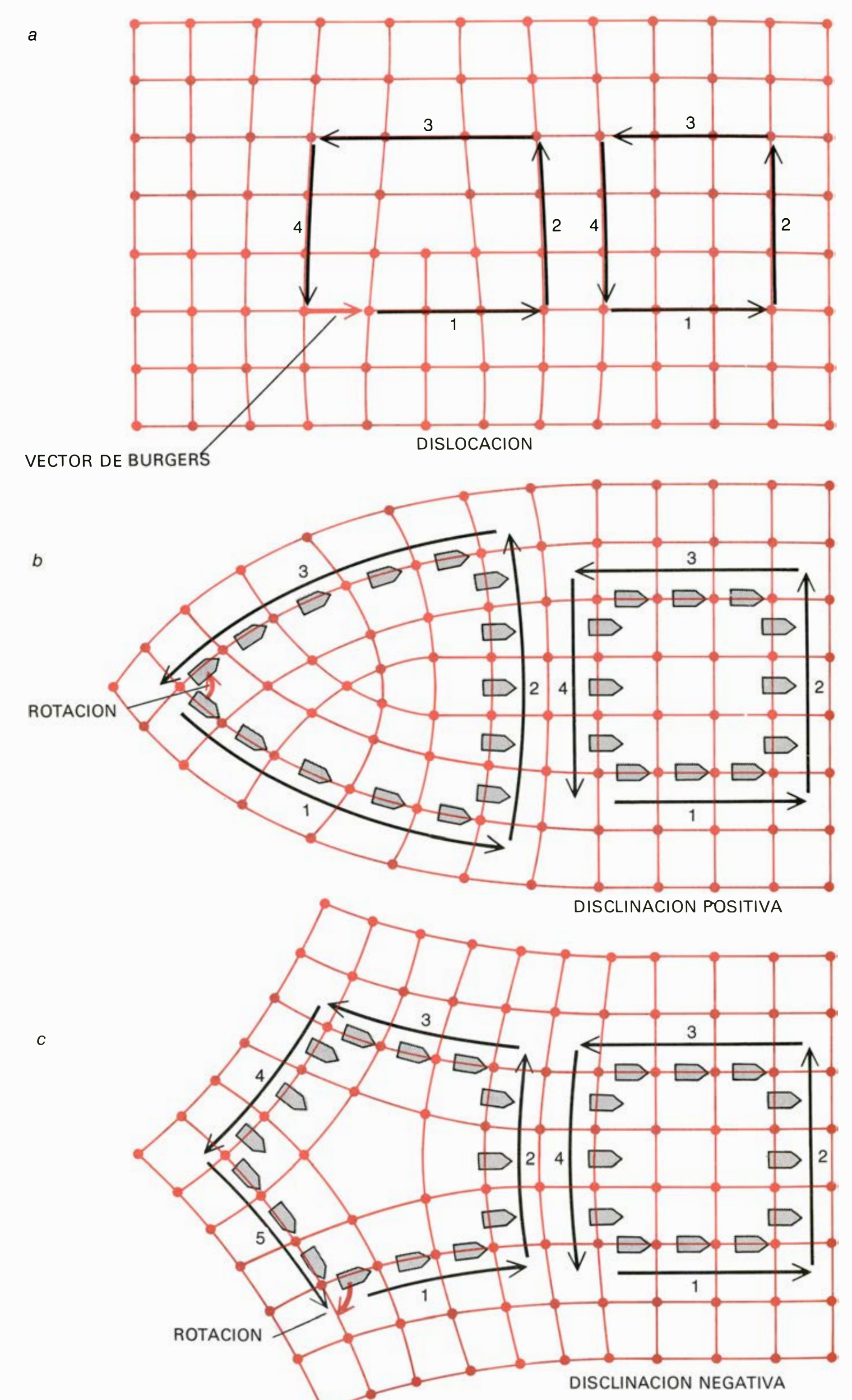
DISCLINACION EN TORSION DE 90 GRADOS

LAS DISCLINACIONES en materiales dotados de estructura son posibles sólo si la rotación necesaria para generar el defecto es una operación de simetría de la red. En una red cúbica, que tiene simetría de orden cuatro, la rotación mínima es de 90 grados. Las disclinaciones en cuña pueden crearse quitando una sección de material de 90 grados *(a)* o insertando una sección similar *(b)*. Las disclinaciones en torsión se forman por rotación de 90 grados alrededor de un eje que atraviesa perpendicularmente las caras de corte *(c)*, o mediante la misma rotación alrededor de un eje situado en el plano del corte y que atraviesa perpendicularmente al eje del toro *(d)*. Rotaciones de ángulos distintos a 90 grados (o múltiplos de 90 grados) darían lugar a una discontinuidad: las redes a cada lado de la superficie cortada no se adaptarían. Debido a que las rotaciones de esta magnitud introducen grandes tensiones, no pueden formarse los defectos de disclinación en cristales ordinarios.

90 grados y puede insertarse una cuña de 90 grados de material no deformado. En un cuerpo deformado de esta manera, una vez relajado, la red es continua en todos los puntos a través de la unión. Algunas líneas de la red pueden quedar ligeramente curvadas, pero ninguna se rompe. La misma restricción es válida para las disclinaciones en torsión. En un cristal cúbico, dos caras que giran alrededor de un eje que pasa perpendicularmente por ellas (como las dos ruedas de un eje) pueden unirse sólo si la rotación es de 90 grados o un múltiplo de 90 grados. En un cristal con simetría de orden seis, la rotación mínima para todas las clases de disclinaciones es de un sexto del círculo, esto es, 60 grados.

Las dislocaciones que se registran en los cristales también están restringidas debido a la estructura periódica de la red, pero la simetría que rige es de traslación, no de rotación. Los átomos de las dos caras cortadas pueden alinearse sólo si el desplazamiento es una operación de simetría de traslación de la red. Por ello, el desplazamiento mínimo es, en el caso más sencillo, la distancia entre dos átomos adyacentes. Al ser bastante pequeño este desplazamiento, suele lograrse introducir sin destruir una estructura relativamente rígida; las dislocaciones son defectos frecuentes en muchos cristales. La rotación mínima para una disclinación, en cambio, es igual a la simetría fundamental de rotación del cristal. Ya que ningún cristal tiene una simetría de orden superior a seis, la cuña menor que puede insertarse o bien la torsión menor que puede aplicarse es de 60 grados. Una deformación tan grande puede dar lugar a tensiones enormes, que los cristales ordinarios no pueden soportar sin romperse. De lo cual resulta que las disclinaciones de los tipos expuestos antes no se observan en sólidos cristalinos tridimensionales. En cambio, podemos encontrarlas en otras estructuras periódicas; en estos materiales, las disclinaciones que implican rotaciones incluso de 360 grados son bastante frecuentes.

A partir de la simple exploración de un defecto cristalino, no siempre es sencillo deducir la naturaleza del desplazamiento que lo ha producido. En el caso de dislocaciones, el físico holandés J. M. Burgers ideó una técnica para la clasificación de los defectos. Consiste en "recorrer" de átomo en átomo toda la red a lo largo de cualquier trayectoria que podría formar un circuito cerrado si la red fuera perfecta. En un cristal cúbico, por ejemplo, la trayectoria más sencilla consta de cuatro pasos y describe un cuadrado.



MEDICION de las dislocaciones y las disclinaciones expresada en función de la magnitud y dirección del desplazamiento. Una dislocación *(a)* **puede medirse "saltando" de átomo en átomo a lo largo de un circuito alrededor del defecto. En una red cúbica indeformada, por ejemplo, podría seleccionarse un circuito de 12 pasos que volviera al punto inicial. En cambio, si el circuito incluye una dislocación, los mismos 12 pasos terminan en una posición distinta. Una flecha que va desde la nueva posición al punto inicial define la dislocación; la flecha se llama vector de Burgers. La medición de una disclinación implica un circuito similar, pero lo que es significativo no es el desplazamiento desde el origen, sino el cambio de orientación de la red. Una orientación particular de la red se representa inicialmente por una flecha** *(pequeña caja pentagonal)* **transportada a lo largo de todo el circuito, siempre paralela a la orientación local de la red. En un cristal no deformado la flecha está orientada en la misma dirección al final que al principio, pero si el circuito incluye una disclinación, la flecha ha sufrido una rotación neta, esto es, la propia rotación de la disclinación. La flecha gira en la misma dirección del circuito si la cuña se ha quitado** *(b)*, **pero gira en dirección opuesta si se ha añadido** *(c)*. **Una rotación en el mismo sentido del circuito define una disclinación en cuña positiva, y, en sentido opuesto, una negativa. Las disclinaciones presentadas tienen rotaciones de más 90 grados** *(b)* **y menos 90 grados** *(c)*.

El "circuito de Burgers" correspondiente, construido alrededor de una dislocación, no puede cerrarse; el último tramo no vuelve al punto inicial, sino que termina en una nueva posición. Una flecha que va desde esta posición al punto inicial se llama vector de Burgers; define la magnitud y dirección del desplazamiento que ha generado la dislocación.

Para medir la rotación de una disclinación, R. N. Nabarro, de la Universidad de Witwatersrand, ha desarrollado una técnica similar. También aquí se utiliza un circuito análogo (el circuito de Nabarro), pero ahora lo que importa es el cambio en la orientación de la red. Se elige una orientación determinada de la red; luego, se observa el cambio continuo de la orientación al moverse a lo largo del circuito hasta volver al punto inicial.

El cambio neto en la orientación resulta igual a la rotación de la disclinación incluida en el circuito. (Estrictamente hablando, el ángulo debería medirse sobre material no deformado.) Si el cambio de orientación es en el mismo sentido que el del circuito (por ejemplo, si ambos son en el sentido de las agujas del reloj), entonces el defecto se llama disclinación en cuña positiva; estos defectos pueden crearse quitando una cuña de material. Si los sentidos de las rotaciones son opuestos, la disclinación es negativa y puede haberse creado insertando una cuña.

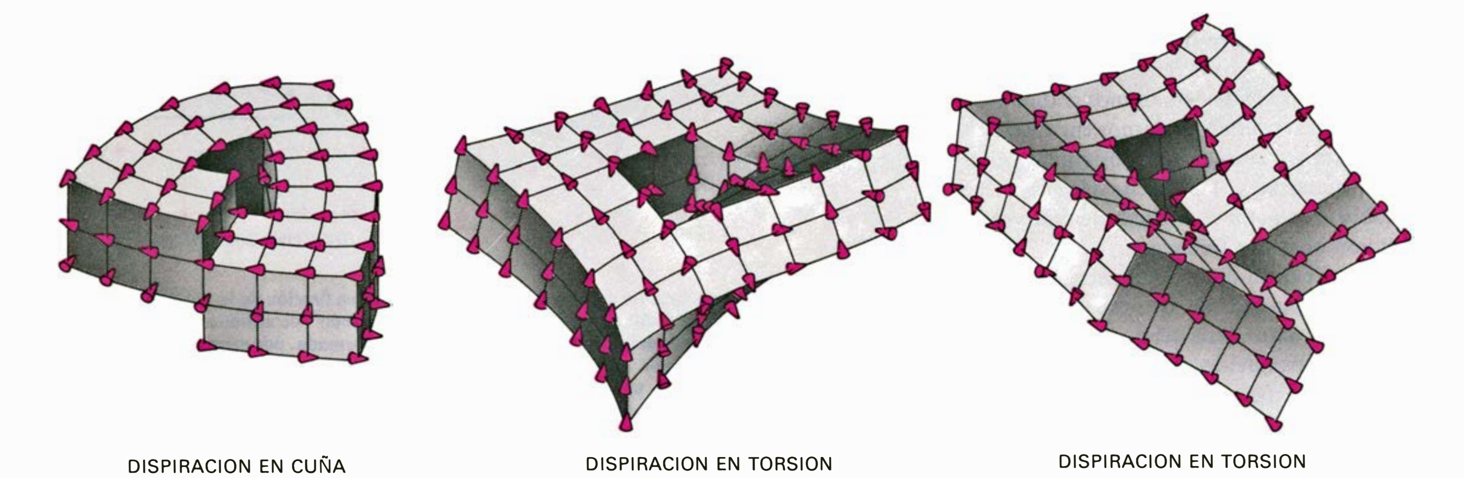
En materiales carentes de estructura, las dislocaciones y las disclinaciones son los únicos defectos lineales posibles. Este es también el caso para muchas estructuras periódicas: al introducir una red, sólo se consigue restringir las traslaciones y rotaciones a las operaciones de simetría del material sin deformar. No obstante, puede aparecer un tercer defecto relacionado con la simetría en algunas clases especiales de estructuras periódicas. Del mismo modo que la dislocación y la disclinación están gobernadas por la simetría de traslación y de rotación, el tercer defecto es la manifestación de la simetría helicoidal, un tipo de simetría que es característico de la barra enroscada. La simetría helicoidal puede interpretarse como una combinación de las operaciones de traslación y rotación, y podría parecer que el defecto correspondiente es simplemente la combinación de una dislocación y de una disclinación. En realidad se trata de un tipo distinto de defecto estructural que se ha llamado dispiración (dispiration).

Un tipo de estructura en la que pueden aparecer dispiraciones es un cristal construido de unidades, tales como átomos, que no tienen simetría esférica. A partir de estos átomos, puede construirse fácilmente un cristal que presente simetría helicoidal. Puede estar constituido, por ejemplo, mediante planos de átomos, tales que todos los átomos situados en un mismo plano se hallen orientados en la misma dirección, y, en los planos sucesivos, estén orientados en dirección norte, este, sur, oeste, y así sucesivamente. Si intentamos introducir una disclinación de 90 grados en un cuerpo como éste, inevitablemente se creará una unión en la que el dibujo cambiará de súbito. Las dislocaciones, con desplazamientos iguales a la separación entre planos sucesivos, conducen también a esas transiciones prohibidas. Sin embargo, combinando los movimientos de rotación y de traslación, el cristal puede distorsionarse conservando una disposición continua de orientaciones. Tanto las dispiraciones en cuña como las dispiraciones en torsión son posibles. Al igual que en el caso de las disclinaciones, se requiere una rotación mínima de 60 grados; las dispiraciones no se observan en los cristales corrientes.

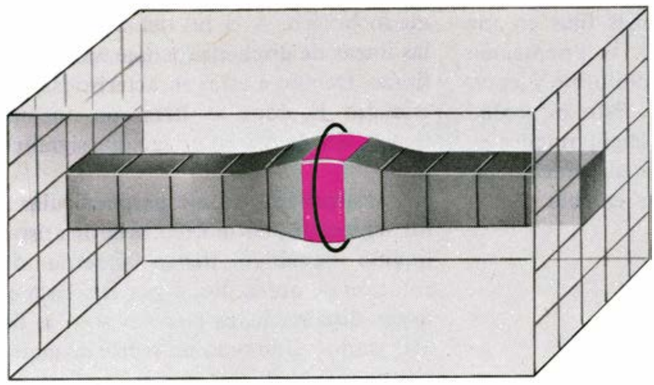
Evidentemente, una dispiración puede separarse en sus componentes traslacional y rotacional. En cambio, el defecto no es combinación de una dislocación y de una disclinación, ya que ni la traslación ni la rotación son operaciones de simetría de la red. La dispiración es una consecuencia de la simetría helicoidal. En realidad, fue la simetría helicoidal de ciertas estructuras biológicas, las fibras musculares entre otras, lo que me condujo al descubrimiento de que un defecto de la red podría tener su fundamento en la simetría helicoidal.

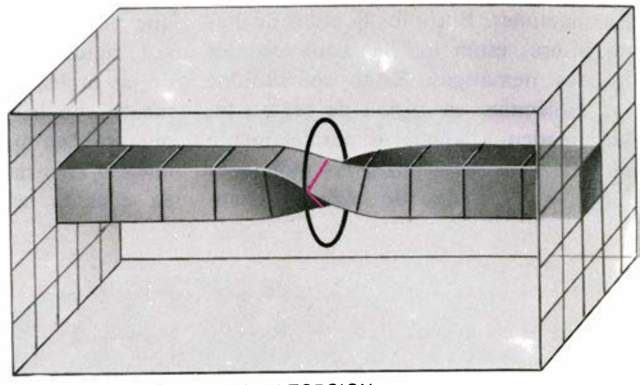
Todos los defectos que he analizado hasta ahora pueden hacerse con cortes que terminan en líneas rectas, pero esto no es una condición necesaria. Si cortamos una esfera para crear una disclinación en cuña, por ejemplo, podemos utilizar un cuchillo en dientes de sierra. La línea del defecto resultante puede tener cualquier forma mientras sea una línea continua. La única restricción es que la línea no debe terminar en el interior del cuerpo, excepto en el caso en que interseccione con otro defecto.

La exigencia de que la línea del defecto no pueda acabar en el interior del cuerpo no excluye la posibilidad de que se forme una línea cerrada, toda ella en el interior



LAS DISPIRACIONES constituyen una tercera clase de defectos: se basan en la simetría helicoidal, que combina las componentes traslacionales y rotacionales. La simetría helicoidal puede existir en una estructura periódica construida a base de unidades que carecen de simetría esférica, tales como aquí los pequeños conos. En una red perfecta, todos los conos situados en una capa están orientados en la misma dirección, pero esta dirección gira al pasar de una capa a la inmediata. Si se introdujera en la estructura una dislocación o una disclinación (de desplazamiento mínimo) aparecería una discontinuidad, en la que la orientación de los conos cambiaría abruptamente. Las dispiraciones se generan por traslación y rotación simultáneamente y dejan la red inalterada en todos los puntos. Ambos defectos se cancelan al combinarse entre sí.





LOS DEFECTOS EN BUCLE se forman cuando la línea de dislocación o la línea de disclinación describe una curva cerrada. El bucle se crea haciendo un pequeño corte circular, todo él dentro del cuerpo. Si las caras del corte se desplazan luego por traslación, el límite circular se transforma en un bucle de dislocación; si las caras se giran, aparece un bucle de disclinación. Aquí, el bucle de dislocación está realizado separando las caras del corte e insertando de algún modo una celdilla de la red adicional; el bucle rodea entonces material comprimido. Si la unidad se quitara, el bucle de dislocación incluiría una región sometida a tensión. Al realizar el bucle de disclinación no se añade ni quita material, simplemente las caras cortadas se giran 90 grados una respecto de la otra. Los bucles de dislocación y los de disclinación pueden viajar por la red cristalina.

del cuerpo. Se ha visto que pueden crearse dislocaciones y disclinaciones en bucle de este tipo.

Las dislocaciones en bucle son frecuentes en los cristales. Pueden considerarse formadas por la inserción de un trozo de material, en forma de moneda, en el interior del cristal, o bien por eliminación de un disco similar. El bucle encierra, pues, material que está sometido a compresión o tensión. En cualquier caso, el desplazamiento de la superficie limitada por el bucle y el vector de Burgers que define el desplazamiento son perpendiculares al plano del bucle. Esta dislocación en bucle puede moverse por el cristal; la región de compresión o de tensión migra a través de la estructura a imitación de la lombriz que repta por su agujero.

De forma similar, puede imaginarse fácilmente una disclinación en bucle que conste de un cilindro o fibra de material retorcidos incluidos en una red no deformada. Así como la dislocación en bucle encierra material bajo compresión o tensión, la fibra dentro de la disclinación en bucle está sometida a una tensión de torsión. El eje de rotación en la disclinación en bucle es perpendicular al plano del bucle y pasa por su centro. Debido a que estas fibras pueden tener simetría de rotación de orden superior a seis, las disclinaciones en bucle podrían existir con rotaciones inferiores a 60 grados. La disclinación en bucle podría viajar a lo largo de la fibra afectada, acompañada de una rotación local de la fibra. Esta propagación ondulatoria de la torsión pudiera parecer, con mucho, más verosímil que la rotación rígida de la fibra como un todo.

Las deformaciones y tensiones asociadas a las disclinaciones en bucle han sido estudiadas teóricamente por diversos investigadores, entre los cuales se cuenta Tsu-Wei Chou, de la Universidad de Delaware. Parece que los bucles pueden existir en cristales, pero hasta ahora no se han descubierto ejemplos. Una estructura que se supone que sí tiene una existencia real, en cambio, es la dispiración de torsión formando bucle; se trata de un defecto en bucle que rodea una región corta de una fibra, en la que ésta se halla retorcida y, a la vez, comprimida o estirada. Estos bucles también son móviles. Mientras pasan por una región del cristal, la fibra que encierran gira y se desplaza linealmente a lo largo del eje de simetría. El movimiento resultante es como el de un tornillo, pero conviene advertir que la fibra no gira como un cuerpo rígido; el movimiento resulta del paso de ondas localizadas de torsión y de compresión o tensión. Se cree que este mecanismo es importante en la deformación del polietileno cristalino, que está constituido de cadenas lineales de moléculas con simetría helicoidal de orden dos. Existen bucles de dispiración de 180 grados de rotación, que viajan a lo largo de estas moléculas. Los bucles reciben el nombre de defectos Reneker, en honor de Darrell H. Reneker, del National Bureau of Standard, quien los describió en 1962.

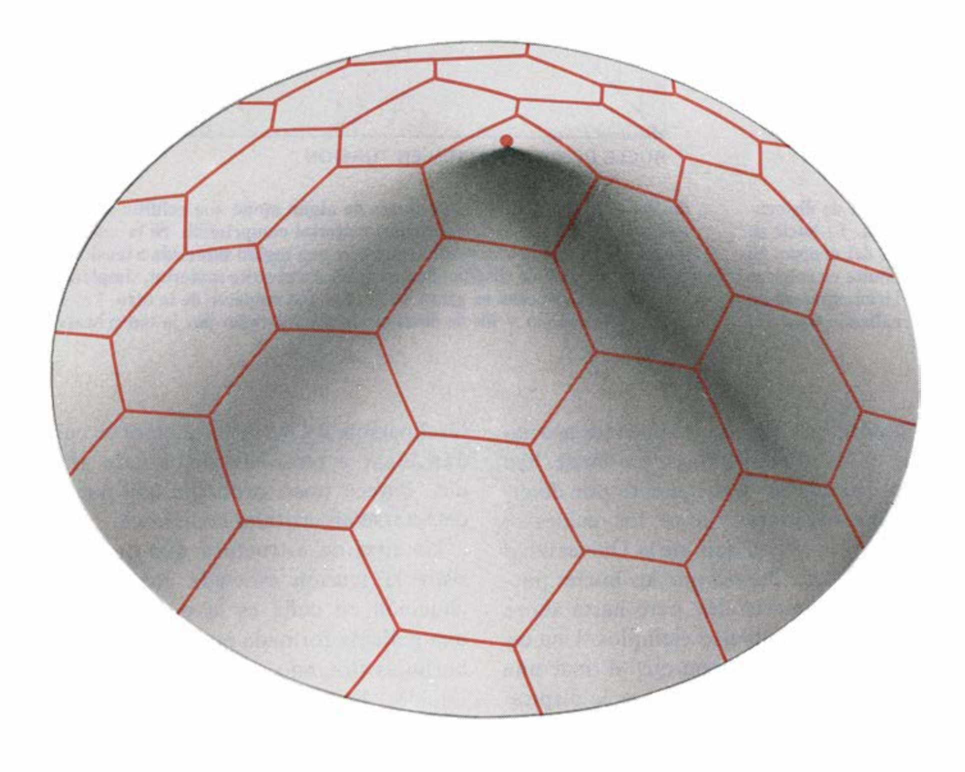
Las dislocaciones en arista y helicoidales y los bucles de dispiración en torsión son los únicos defectos relacionados con las simetrías que se cree existen en materiales periódicos de tres dimensiones. La existencia de los bucles de disclinación en torsión parece posible, aunque no se han observado. Por otra parte, las disclinaciones y las dispiraciones en cuña dan lugar a tensiones demasiado grandes. Parece poco probable que puedan detectarse en cristales ordinarios.

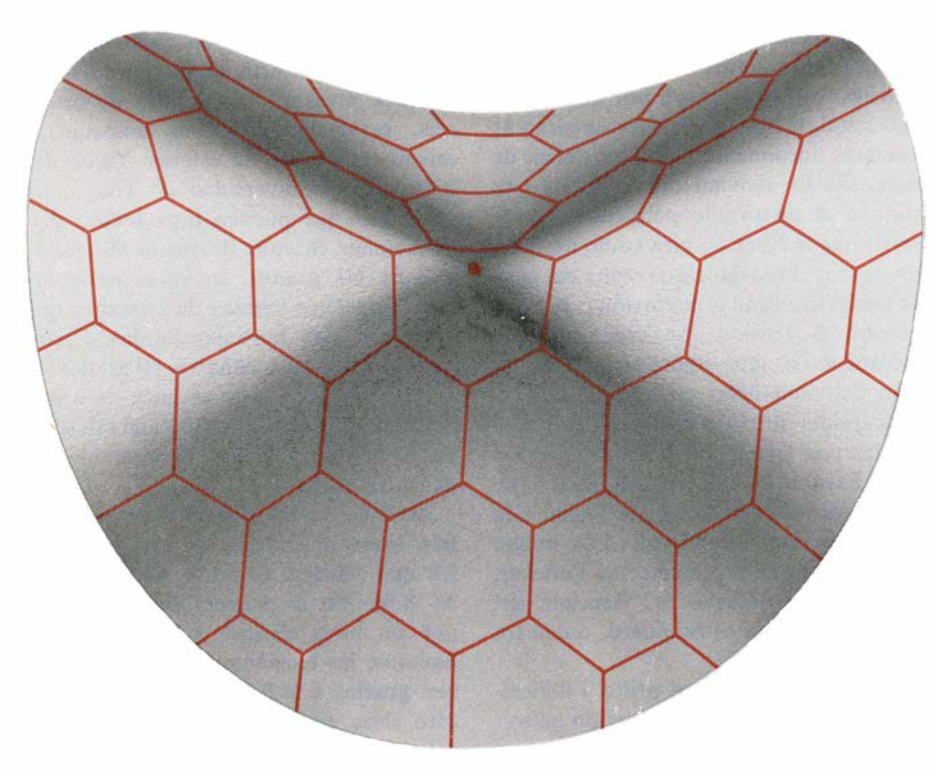
Un tipo de estructura que puede resistir la tensión asociada con una disclinación en cuña es la que constituye una película formada por un conjunto de burbujas flotando en la superficie de un líquido. Estas películas formadas por muchas burbujas, idealmente pequeñas y uniformes, han resultado ser un medio particularmente idóneo para el estudio de las disclinaciones en cuña. En una disposición perfecta de las burbujas, la película presenta la simetría de orden seis, característica de un empaquetamiento compacto de esferas. Yoichi Ishida, de la Universidad de Tokyo, ha mostrado que pueden introducirse disclinaciones en cuña de menos 60 grados y más 60 grados en estas películas sin romper las fuerzas de cohesión que mantienen las burbujas unidas. Cuando se inserta una cuña de 60 grados, la simetría del conjunto se hace de orden siete; cuando se quita una cuña similar, la película de burbujas adquiere simetría de orden cinco.

Además de las películas de burbujas hay otras dos clases de materiales en los que pueden formarse disclinaciones en cuña. En la primera de ellas, de la que un buen ejemplo son los cristales líquidos, las tensiones internas se eliminan gracias a la fluidez del material. La otra clase está constituida por cuerpos suficientemente delgados como para poder curvarse cuando están sometidos a tensiones.

Las curiosas propiedades de que goza un material que es cristalino, siendo todavía líquido, favorecen la creación de

disclinaciones. Entre los líquidos de mayor interés están los llamados cristales líquidos nemáticos. Están constituidos por moléculas en forma de segmento, que tienden a alinearse paralelamente unas a otras. Así pues, las moléculas tienen una orientación definida, aunque no ocupan posiciones fijas en una red rígida. En general, la orientación de las moléculas varía uniforme y lentamente con la posición. Esto es verdad mientras no aparecen singularidades en línea, o, en otras palabras, disclinaciones; en ellas la orientación cambia de un modo brusco. A la luz del microscopio, las líneas de disclinación aparecen como fibras. Debido a estas características, los cristales líquidos se llamaron "nemáticos", voz de origen griego que significa hilo.





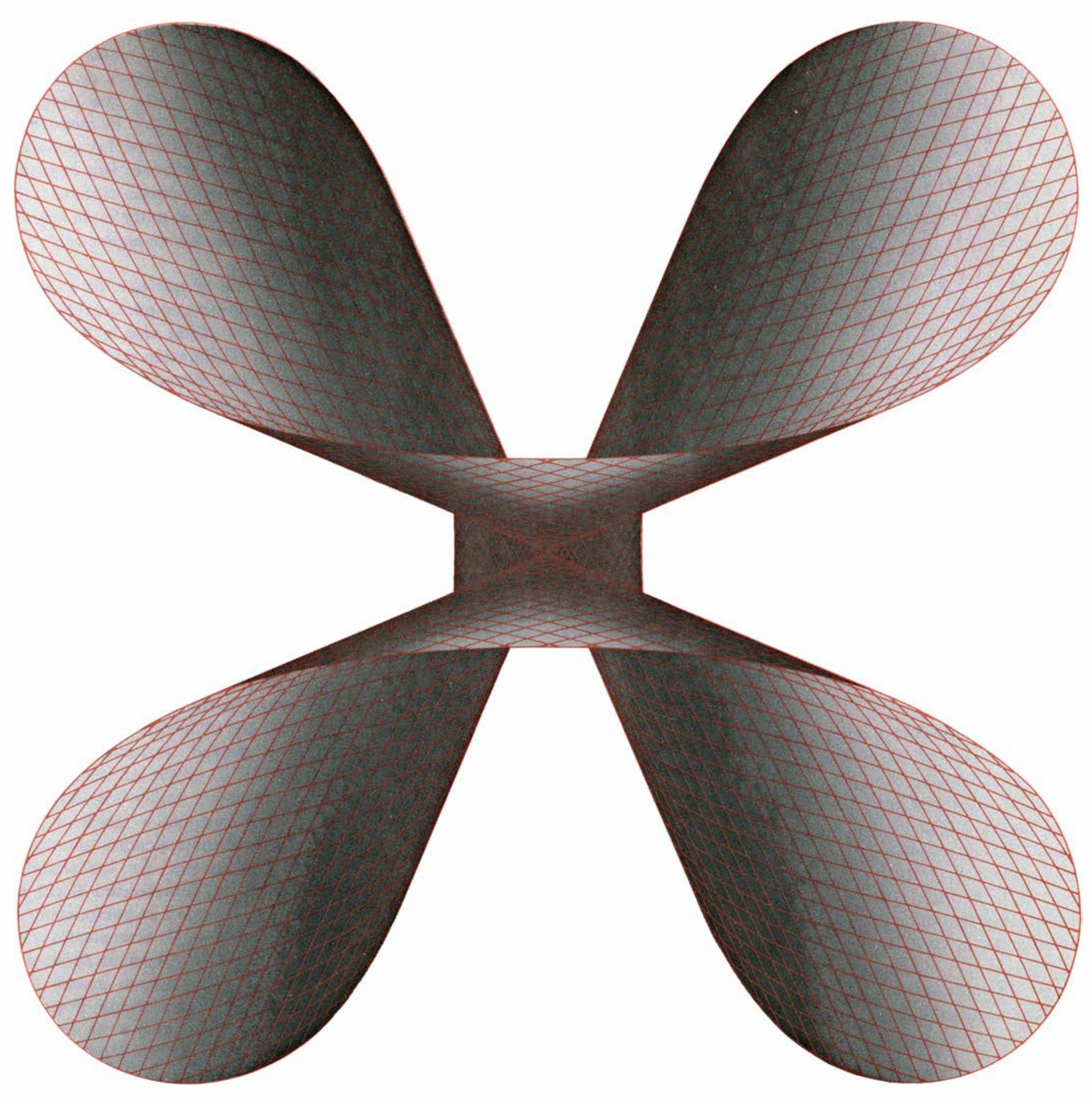
LAMINAS DELGADAS que pueden absorber la tensión de una disclinación alabeándose. En la parte superior, una disclinación en cuña positiva de 60 grados se ha introducido en el disco delgado, es decir, se ha quitado un sector de 60 grados. Como resultado, el disco se flexiona formando un cono circular. En la parte inferior, una disclinación de 60 grados negativa, constituida mediante inserción de un sector, crea un objeto parecido a una silla de montar cuya superficie tiene una curvatura más compleja, con cuatro líneas radiales en las que cambia la dirección de la curvatura.

Considerando un eje perpendicular a los segmentos, las moléculas de un cristal líquido nemático tienen simetría de rotación de orden dos, y por ello las menores disclinaciones posibles son las de 180 grados. Quitando un sector de material de 180 grados, el cristal líquido pasa a tener una configuración con una simetría únicamente de orden uno; añadiendo una cuña de 180 grados resulta tener una simetría de orden tres. En los últimos 10 años se ha registrado un gran avance en el conocimiento de las disclinaciones en cristales líquidos, principalmente a raíz de los trabajos de Yves Bouligand, de la Ecole Normale Supérieure y de P. G. de Gennes, M. Kleman, Jacques Rault y otros, de la Universidad de París-Sur.

Un grupo afín de materiales en los que recientemente se han observado disclinaciones son los carbones cok, alquitranes, breas y grafitos. Las capas de anillos bencénicos unidos son elementos estructurales importantes en estas sustancias; James E. Zimmer y Jack L. White, de la Aerospace Corporation, han demostrado la presencia de disclinaciones en la disposición de las capas moleculares. Estos autores han descubierto también que estos defectos tienen una influencia muy significativa en las propiedades físicas de los materiales.

Las mismas simetrías de orden dos, observadas en cristales líquidos y también las mismas diclinaciones de 180 grados, se encuentran en muchos dibujos en dos dimensiones. Aparecen, por ejemplo, en las franjas de las cebras. Un ejemplo más familiar son las líneas de los dedos del hombre y otros primates. Además de las rotaciones de más 180 grados y menos 180 grados, se observan disclinaciones en cuña de unos 360 grados en las huellas digitales. Las figuras resultantes son conocidas por los dermatólogos como bucles, trirradios y espiras, respectivamente.

Los motivos formados por el cabello humano y por el de otros mamíferos pueden también presentar disclinaciones en cuña. El cabello crece formando un ángulo oblicuo con la piel; y, por consiguiente, tiene sólo ejes de simetría rotacional de orden uno perpendicularmente a la piel. Las únicas disclinaciones posibles en tales motivos son las de rotaciones de menos 360 grados o



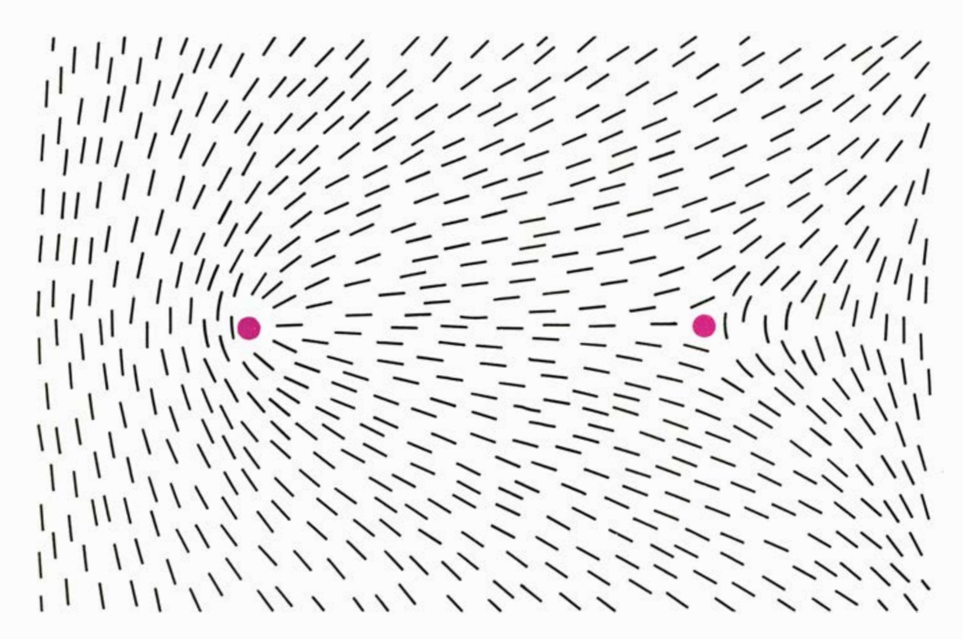
UNA DISCLINACION DE 360 GRADOS en una lámina delgada da lugar a una superficie fuertemente deformada. Como en la figura inferior de la página anterior, el objeto se construye haciendo un corte a lo largo de un radio del disco, girando los bordes cortados alrededor del centro del disco, de modo que se abra un espacio vacío, y rellenando luego ese espacio con una cuña de material. No obstante, en este caso la "cuña" es un círculo completo. El perímetro de la superficie traza una curva parecida a la descrita por la costura de una pelota de béisbol. Las líneas de la rejilla son continuas en todos los puntos de la superficie, y la costura donde se han unido los bordes no puede identificarse.

más 360 grados. Los puntos singulares correspondientes se llaman, respectivamente, cruzamientos y espiras.

Las grandes tensiones que prohíben la formación de disclinaciones en la mayoría de los sólidos se reducen mucho en una lámina delgada, con libertad para deformarse por flexión. En ausencia de flexión, la energía asociada a la tensión es proporcional al cuadrado de la rotación: cuando el material puede doblarse o alabearse, en cambio, la energía es proporcional a la rotación misma. Esta relación es válida en realidad sólo para rotaciones infinitamente pequeñas; para rotaciones grandes Stanley L. Thomas y el autor han demostrado que la energía debida a la tensión de una lámina arrollada es todavía menor.

Una disclinación en cuña positiva (es decir, generada quitando una cuña) transforma una lámina circular delgada en un cono circular. Cuanto mayor sea el sector quitado más puntiagudo será el cono, hasta que, cuando la rotación alcance 360 grados, el ángulo del cono se haga nulo. Entonces, el sector que se quita es toda la lámina, y el cono desaparece.

La inserción de una cuña en una lámina circular flexible (equivalente a una rotación negativa) da lugar a un cuerpo con una geometría muy distinta. La superficie se parece vagamente a una silla de montar, por lo menos para



LOS DIBUJOS BIDIMENSIONALES exhiben frecuentemente disclinaciones en cuña. La simetría rotacional de este dibujo, si no tuviera imperfecciones, sería de orden dos; por consiguiente, las únicas disclinaciones posibles son las que implican rotaciones de 180 grados o bien múltiplos de 180 grados. El dibujo no distorsionado puede imaginarse formado por una red de rayas paralelas. El punto de la izquierda marca la posición de una disclinación en cuña positiva de 180 grados: se ha retirado la mitad de un círculo y las líneas se repliegan para llenar el vacío. En el punto de la derecha, se insertó una cuña de 180 grados. En las huellas digitales estas disclinaciones se llaman bucles y trirradios. En las huellas digitales se observan también disclinaciones positivas de 360 grados; en ellas las líneas de la red forman bucles cerrados y se denominan espiras. Dibujos similares a éstos pueden hallarse en los cristales líquidos y en las pieles a rayas de los animales.

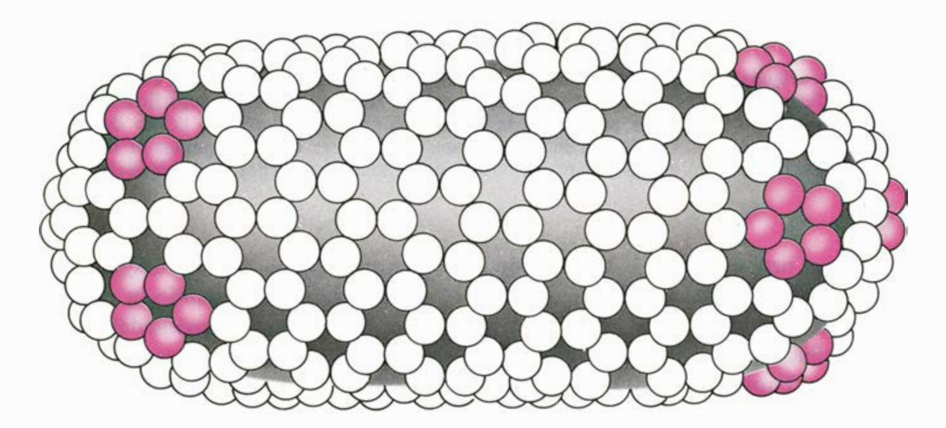
rotaciones relativamente pequeñas, pero no es continua en el centro. Formalmente todavía es un cono, ya que puede generarse la superficie moviendo una línea recta con un extremo fijo. El extremo fijo corresponde al punto de la disclinación; el otro extremo describe una curva cerrada sobre la superficie de una esfera, una curva similar a la descrita por la costura de una pelota de béisbol.

Una disclinación en cuña positiva del tipo que he descrito no puede exceder los 360 grados; una vez quitado el círculo completo no queda nada. Sin embargo, no hay límite para la cantidad de material que puede añadirse. Resulta relativamente sencillo insertar una "cuña" de 360 grados, dando lugar a una disclinación en cuña con una rotación de menos 360 grados. Un modelo para este tipo de disclinación puede construirse a partir de dos hojas de papel circulares: cada una se corta a lo largo de un radio, y los bordes del corte de las dos hojas se unen uniformemente. Resulta una estructura con cuatro lóbulos simétricos. La inserción de cuñas todavía mayores proporciona pares de lóbulos menos separados, hasta que llegan a tocarse, para una rotación de menos 403 grados, aproximadamente. Lo que ocurre para ángulos mayores aún depende de si la superficie puede cortarse a sí misma. Thomas y el autor están actualmente investigando esta geometría.

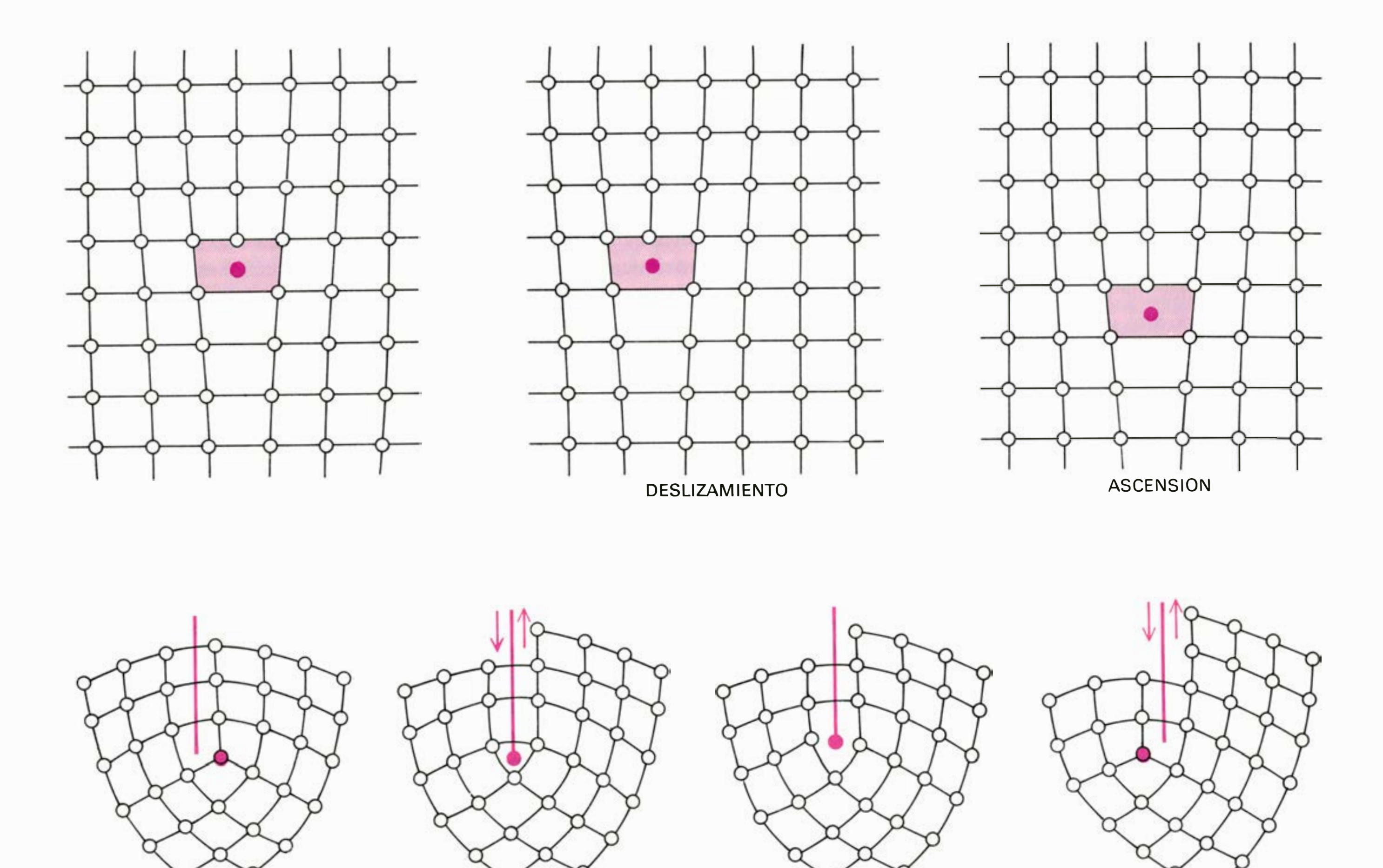
La condición de que una disclinación en cuña positiva no pueda exceder los 360 grados es válida sólo si la línea o el punto de disclinación coincide con el eje de rotación. Rotaciones positivas de 360 grados o más son también posibles cuando la disclinación en cuña se combina con algún otro defecto. Un ejemplo de una estructura con un defecto compuesto es un cristal cilíndrico: un cristal bidimensional arrollado hasta formar un cilindro de sección circular. La flexión de la red en todo el círculo alrededor del eje del cilindro presenta una disclinación con una rotación de 360 grados. Hay también otro defecto en la estructura, una dislocación en arista, aunque su presencia puede demostrarse solamente a partir de un análisis detallado de la red cilíndrica.

Una propiedad extraordinaria del cristal cilíndrico es que no tiene puntos o líneas singulares. En los cristales usuales, las dislocaciones y disclinaciones pueden identificarse siempre como imperfecciones lineales. En los cristales superficiales, la imperfección lineal se reduce generalmente a un punto, como el vértice de un cono. No obstante, los cristales cilíndricos no tienen imperfecciones identificables, aunque poseen una dislocación y una disclinación. Podemos imaginar que flexionamos un cilindro largo y unimos los extremos para formar un cristal toroidal. Tampoco aquí podríamos identificar puntos o líneas singulares, aunque ahora la red incluye dos disclinaciones y dos dislocaciones. Las tensiones variarían uniformemente sobre toda la superficie. No estoy enterado de la existencia de ningún cristal superficial toroidal en la naturaleza, pero hay varios ejemplos de cristales cilíndricos en biología. Cabe citar las cubiertas proteínicas de los virus en forma de bastón, los flagelos de las bacterias y los microtúbulos, que son elementos estructurales de muchas células vivas.

En vez de flexionar un cristal cilíndrico hasta formar un toro, podemos encapsular los extremos para formar una superficie cerrada topológicamente equivalente a una esfera. Utilizando un teorema fundamental de geometría, de-



LAS SUPERFICIES CERRADAS contienen disclinaciones como un elemento estructural esencial. Puede demostrarse que cualquier superficie que se deforme en una esfera (y que es por ello topológicamente equivalente a una esfera) puede poseer disclinaciones con una rotación total de 720 grados. En esta superficie, el elemento de simetría básica es hexagonal, y el hecho de que sea cerrada requiere la inserción de 12 pentágonos *(color)*. Cada pentágono representa una disclinación de 60 grados. El dibujo se basa en un modelo realizado por Ralph O. Erickson, de la Universidad estadounidense de Pennsylvania, para representar la cubierta proteica de un virus.



LA MIGRACION de las dislocaciones en arista y de las disclinaciones en cuña tiene lugar por una redistribución paso a paso de los átomos en la red. Las dislocaciones tienen dos formas posibles de movimiento. En el deslizamiento se transfiere un enlace desde el átomo situado a la izquierda de la dislocación al átomo donde termina el semiplano de átomos insertado; a resultas de lo cual, la dislocación salta una unidad de la red hacia la izquierda. En el movimiento por ascensión se añade un átomo al semiplano, prolongándolo en una unidad. El movimiento de las disclinaciones es algo más complicado. Aquí una disclinación en cuña positiva se desplaza diagonalmente hacia la izquierda a través de un cuadrado distorsionado, y en el proceso se generan dos dislocaciones en arista. Las dislocaciones se han representado moviéndose por deslizamiento a lo largo de la línea coloreada. La primera dislocación corta la red, trasladando el punto de disclinación hasta el espacio triangular que media entre átomos. La segunda dislocación corta la red de nuevo. El punto de disclinación llegará a completar entonces sus migraciones.

mostrado por Leonhard Euler, puede probarse que una esfera de este tipo tiene que incluir disclinaciones en cuña con una rotación total de 720 grados. Los 720 grados de la disclinación pueden distribuirse de diferentes maneras. Una distribución particularmente frecuente es en 12 disclinaciones de 60 grados cada una. Por ejemplo, no es posible embaldosar una esfera con hexágonos, pero en cambio puede conseguirse cubrir toda la superficie si se incluyen 12 pentágonos entre los hexágonos. Si se consideran los pentágonos como hexágonos defectuosos, entonces cada uno de ellos representa una disclinación en cuña de más 60 grados. En las cubiertas proteicas de los virus esféricos, y en las de los virus en forma de bastón tapado por los extremos, pueden identificarse 12 disclinaciones de 60 grados cada una.

Las singularidades en puntos y líneas asociadas con imperfecciones reticulares no están necesariamente fijas en la red. Hemos visto ya que las formas cerradas internamente constituyendo bucles, ya sean de dislocaciones, disclinaciones en torsión o de dispiraciones, pueden moverse. Entre los defectos que terminan a lo largo de una línea recta, es bien conocido que las dislocaciones son móviles. Para analizar el movimiento podemos considerar una determinada dislocación como un defecto puntual en el que acaba una semifila de átomos añadida en el interior de una red cuadrada. Son posibles dos tipos de movimiento para este defecto: deslizar y ascender. El deslizamiento consiste en el movimiento del defecto paralelamente al vector de Burgers, de manera que los átomos se redistribuyan a su alrededor. La parte del cristal con una semifila de átomos añadida avanza a través del resto del cristal como una excavadora. Ascender es un movimiento perpendicular al vector de Burgers y requiere la adición de átomos a la red. Cada átomo se inserta en el extremo de la semifila, de suerte que la red vuelve a ser perfecta en el sitio inicial de la dislocación, pero se crea un nuevo defecto en la fila inmediata de átomos. Evidentemente, este movimiento ascensional puede invertirse, quitando átomos del extremo de la semifila. El movimiento de las dislocaciones es el principal mecanismo en la deformación plástica de los materiales cristalinos.

Una cuestión interesante es considerar si las disclinaciones en cuña pueden moverse o no. Había surgido en una conferencia sobre teoría de dislocaciones en 1969, y pronto se le dio respuesta, de manera independiente, por el autor y Roland de Wit, del Bureau of Standards. Resulta que pueden moverse, pero sólo a través de una complicada serie de acontecimientos en los que se incluyen dislocaciones. Por ejemplo, una disclinación en cuña de 90 grados puede mo-

verse diagonalmente en la red a través de un cuadrado distorsionado; en el proceso se generan dos dislocaciones en arista. Las dislocaciones se mueven deslizando o ascendiendo. El mismo proceso puede ocurrir a la inversa: la disclinación puede moverse absorbiendo dislocaciones que llegan desde cualquier otra región del cristal.

Hace tres años me hallaba interesado en el descubrimiento de una forma, sencilla e inesperada, de movimiento de disclinaciones con una rotación de menos 360 grados. Para este caso especial, encontré que el vector de Burgers de las dislocaciones creadas por el movimiento del defecto parece anularse. Una interpretación obvia de tal hallazgo es que las disclinaciones de menos 360 grados pueden moverse sin generar dislocaciones.

El mecanismo puede visualizarse mejor en una disclinación de menos 360 grados, que esté construida mediante dos láminas, una sobre otra. Cortamos ambas láminas y unimos los cortes de una a los de la otra. El punto de disclinación entonces está en el extremo del corte. La disclinación puede moverse a través del material rasgando y uniendo simultáneamente los extremos opuestos. Lo mismo podría ocurrir con una sola lámina, arrollada en forma de cilindro y luego aplastada. La disclinación de menos 360 grados podría desplazarse a través del cilindro desde un borde doblado al otro mediante el mismo proceso de rasgar y unir simultáneamente. Cuando la disclinación en movimiento corta el borde doblado, deja tras de sí dos puntos especiales: las "esquinas", donde el corte empieza. Cada esquina puede considerarse como un cono aplastado o, en otras palabras, como una disclinación en cuña. En el caso más sencillo, cada uno tiene una rotación de unos 180 grados. Un par de disclinaciones análogo se crea cuando una disclinación de menos 360 grados se anula al final de su recorrido. En el instante en que la disclinación de menos 360 grados desaparece, el cilindro original se rompe en dos mitades.

Si el cilindro aplastado tiene los extremos cerrados, el teorema de Euler exige que la superficie tenga disclinaciones cuyas rotaciones sumen 720 grados. Esta propiedad no se altera al introducir una disclinación de menos 360 grados, ya que necesariamente se crean dos disclinaciones de más 180 grados a la vez. Cuando la disclinación de menos 360 grados alcanza el borde opuesto, la estructura se divide en dos superficies cerradas; cada una de ellas tiene la topología de una esfera. Cuando la disclinación alcanza el borde desaparece, y es reemplazada por dos disclinaciones de más 180 grados. Como requiere el teorema de Euler, cada uno de los cuerpos nuevos tiene disclinaciones con una rotación total de 720 grados.

Este mecanismo es un atractivo modelo para un proceso biológico fundamental: la división celular. Proporciona una explicación coherente por el que una célula se divide en dos células hijas sin astillarse ninguno de sus contenidos. Puede generalizarse permitiendo la formación o desaparición de una disclinación de menos 360 grados en cualquier defecto de la superficie, en vez de reducirse a los pliegues de una envoltura aplastada.

En 1975 publiqué una descripción de esta teoría, pero lo hice en una revista de física y no de biología. (Intuía que los biólogos lo considerarían ingenuo.) No obstante, un año después, Cecilia Hofmann y G. Benjamin Bouck, de la Universidad de Illinois, describieron el mismo proceso en la división del flagelado *Euglena.* En *Euglena* se forma una disclinación en cuña con una rotación de menos 360, sobre un defecto de la superficie cerca de un extremo de la célula. Se desplaza por rotura y unión localizadas, y, finalmente, desaparece en otro defecto del extremo opuesto. La presencia de disclinaciones con rotaciones de más 360 y menos 360 grados se muestra evidente a partir de las franjas en la superficie de la célula.

Debería hacerse notar que la mayoría de las células vivas no se dividen probablemente de esta forma. Su membrana superficial es fluida y no presenta disclinaciones identificables. No obstante, las células cuya superficie tiene una estructura que se mantiene después de la división, emplean a buen seguro este mecanismo. En realidad, cuando la única reordenación permitida en la superficie de la célula es por rotura y fusión locales, entonces ésta es la única forma en que puede dividirse la célula.

Hasta hace muy poco tiempo, las disclinaciones, y particularmente las de rotaciones grandes, se han considerado poco más que curiosidades académicas. No obstante, como he intentado mostrar, podemos esperar que aparezcan imperfecciones tales como las disclinaciones donde haya orden. Las imperfecciones no destruyen este orden; por el contrario, lo robustecen.

LA DIVISION DE CELULAS VIVAS puede representarse mediante un modelo en el que el proceso fundamental es el movimiento de una disclinación de menos 360 grados. La "cuña" de 360 grados se inserta cortando dos láminas *(a)* y uniendo los bordes de corte *(b)*. El punto de disclinación es el extremo de la fisura resultante, y puede moverse prolongando los cortes y volviendo a cerrar simultáneamente los bordes. Si las dos láminas están en conexión formando un cilindro aplastado, la disclinación puede empezar en un pliegue *(c)* sin un corte que abra la superficie. No obstante, las "esquinas" creadas de esta forma son puntos especiales que pueden interpretarse como conos aplastados, y, por ello, como disclinaciones en cuña positiva; en el caso más sencillo, cada uno contiene una rotación de más 180 grados. Moviéndose a través de toda la superficie la disclinación puede dividir el cuerpo en dos *(d)*. En el momento de la separación, desaparece la disclinación de menos 360 grados y se crean dos disclinaciones de más 180 grados; la rotación total de las disclinaciones se incrementa en 720 grados. Si los extremos del cilindro original son cerrados, resultan dos superficies cerradas. Por este mecanismo un cuerpo cerrado puede dividirse en dos sin rotura de la superficie. El flagelado *Euglena* se divide de esta forma, aunque la disclinación de 360 grados se forma y desaparece no en los pliegues, sino en otros puntos de la superficie.

Hormigas tejedoras

Estos insectos sociales se sirven de sus propias larvas como lanzaderas para entretejer hojas en sus grandes nidos de las selvas tropicales de Africa y Asia. Su conducta está coordinada por estímulos químicos complejos

Berthold K. Hölldobler y Edward O. Wilson

Algunas especies de insectos viven en adelantadas comunidades sociales que se caracterizan por la cooperación, la especialización en castas y el altruismo de los individuos. Entre los millares de especies de insectos sociales sólo unas pocas merecen el apelativo de clásicas, debido a que ciertos rasgos notables de su comportamiento han incitado de un modo no común a su estudio detenido y completo. Las abejas, las obreras, los abejorros, las hormigas conductoras, las hormigas soldado, las hormigas cortadoras de hojas, las hormigas que se procuran esclavas y las hormigas cultivadoras de hongos son todas ellas ejemplos de insectos sociales clásicos. Los últimos candidatos para este grupo seleccionado son las hormigas tejedoras del género *Oecophylla* de Africa y de Asia tropical. Estas hormigas dedican gran parte de su repertorio etológico a la comunicación. Dicha comunicación se enriquece además mediante variaciones fundadas en el sistema de castas de las hormigas tejedoras. De ello resulta que una colonia de hormigas tejedoras puede llevar a cabo acciones que están por encima de las posibilidades de las hormigas consideradas individualmente.

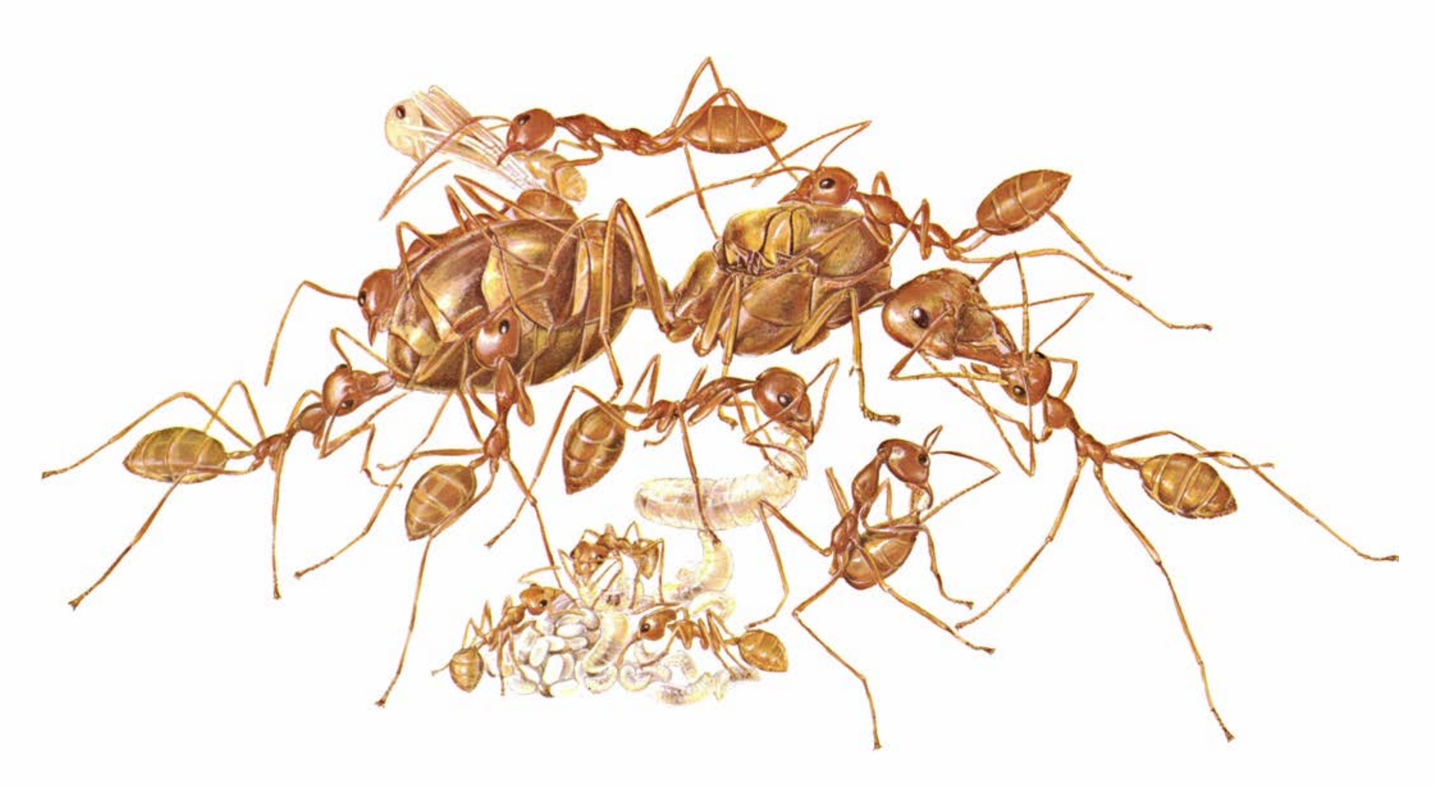
Las hormigas tejedoras son extraordinariamente numerosas y agresivas y poseen muy desarrollado el sentido de territorialidad. Han alcanzado una posición de excepcional importancia ecológica en las selvas tropicales, las plantaciones de cacao y las zonas de bosques similares, en donde viven. Por esta razón, las hormigas tejedoras han sido objeto de un número creciente de estudios de campo. Sin embargo, en los dos últimos años hemos logrado cultivar colonias de la especie africana *Oecophylla longinoda* en el laboratorio. Hemos conseguido que las hormigas vivan en árboles de jardín botánico y en tubos de cristal. En estas condiciones se ha podido estudiar, por primera vez, todas las manifestaciones de vida social de la hormiga tejedora.

Estos sutiles insectos amarillos se hallan adaptados de modo extraordinario a la vida en la cubierta de hojas de las selvas tropicales. Su unidad social principal es la colonia, que consta de más de 500.000 obreras hembras, descendientes de una sola reina enorme. El sistema de castas dentro de cada colonia se refleja en la existencia de tres formas de hembra adulta: la reina, de cuerpo pesado, una extensa población de obreras "principales" y una población menor de obreras "subalternas" o secundarias. Los machos de las hormigas tejedoras, al igual que los de otros tipos de hormigas, participan poco, en comparación, en la vida social de la colonia. En cuanto alcanzan la madurez sexual, salen para participar en los vuelos nupciales con las reinas vírgenes. Después de lo cual mueren antes de volver al nido.

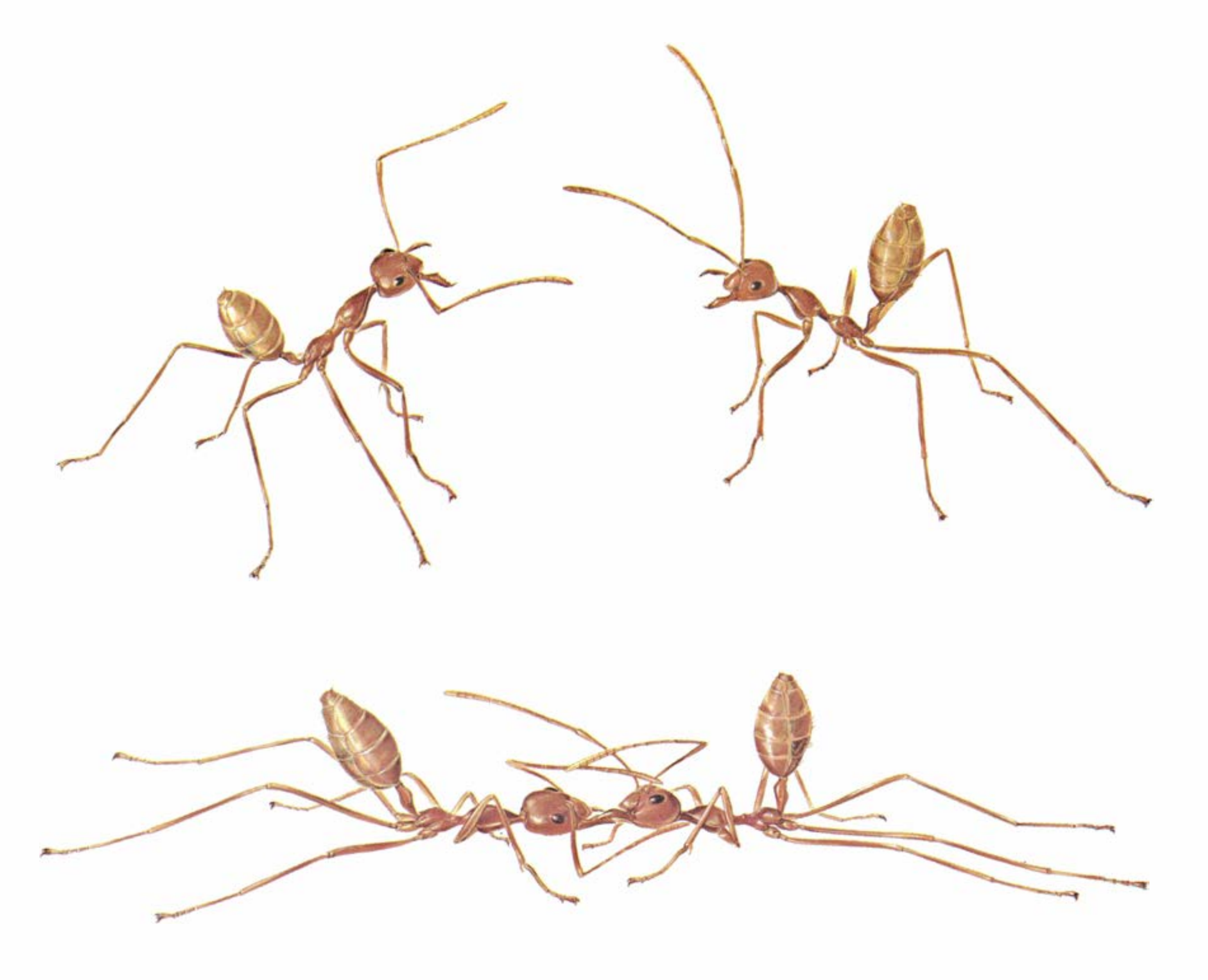
Las obreras principales tienen un tamaño considerable, alcanzando los 6 milímetros de longitud por término medio. Son los trabajadores generales, responsables de la alimentación y la construcción del nido. Constituyen la más agresiva de las dos castas de obreras y salen disparadas del nido a la menor perturbación para morder al intruso y soltar ácido fórmico de su glándula venenosa. Las obreras principales también forman un denso convoy de escolta alrededor de la reina. La abrazan con sus poderosas patas con tanto vigor que a veces la levantan en el aire en el centro del nido. Una vez cada minuto, aproximadamente, una de las obreras principales regurgita alimento líquido en la boca de la reina. A intervalos algo menos frecuentes, un miembro del séquito de la reina deposita un huevo trófico especial –un huevo fláccido, sin capacidad de supervivencia– que es inmediatamente servido a la reina para su ingestión. Este flujo de alimentos, casi continuo, capacita a la reina para poner centenares de huevos cada día. Cuando los huevos salen del oviducto de la reina, las obreras principales los llevan a unos montones de incubación especial. Allí, las obreras subalternas, menores, cuidan los huevos y alimentan y limpian a las pequeñas larvas que incuban. Cuando las larvas han alcanzado su talla máxima, las obreras principales y las secundarias comparten el cuidado más o menos por igual.

Las hormigas tejedoras deben su nombre al sistema de construcción del nido. Hacen los nidos con hojas dobladas o unidas entre sí, y forman unos compartimentos impermeables en tienda de campaña. Las hojas se mantienen en su sitio gracias a hilos de seda aportados por las larvas, a las que las obreras principales utilizan como lanzaderas para tejer los nidos. La construcción de este nido es uno de los ejemplos más notables de cooperación social entre los animales inferiores.

Una vez que las hormigas tejedoras han escogido una rama de árbol conveniente para el nido, se despliegan por ella y empiezan a tirar de las puntas y bordes de las hojas. Cuando una hormiga consigue hacer girar un segmento de la hoja, las obreras que están cerca son atraídas hacia esta parte de la hoja y pronto hay un grupito de hormigas tirando a la vez. Cuando una hoja posee una anchura mayor que la longitud del cuerpo de una hormiga, o cuando se debe tirar a la vez de dos hojas desde una distancia mayor, las obreras forman puentes vivientes entre los puntos que deben unir. Entonces algunas hormigas de la cadena se suben a la parte posterior de sus vecinas y tiran hacia atrás, con lo que se consigue que se vaya acortando la longitud de la cadena y se lleguen a unir los bordes de la hoja. Cuando se ha dado a las hojas la forma



EL SISTEMA DE CASTAS de las hormigas tejedoras africanas se refleja en la existencia de tres formas de hembras adultas: una reina única, una población de obreras "principales" (grandes) que recolectan la comida y llevan a cabo otras tareas, y un menor número de obreras "secundarias" (menores) al cuidado de los huevos y larvas jóvenes. La reina *(centro)* suele ocuparse de recibir alimento de las obreras principales, en su mayor parte por regurgitación, y en poner huevos. En primer término, una obrera principal regurgita a una larva; en segundo plano, deja un huevo "trófico", que carece de la capacidad de sobrevivir y se dará en alimento a la reina. Las obreras secundarias se han reunido en grupo alrededor de una cámara de cría. El dibujo es original de Turid Hölldobler. Las hormigas se representan aumentadas unas seis veces.



COMBATE TERRITORIAL de dos tejedoras; se inicia con una danza previa, en la que los combatientes se levantan extendiendo sus patas y dan vueltas uno alrededor del otro con movimientos torpes y espasmódicos *(arriba)*. Luego, una hormiga agarra a la otra con sus mandíbulas *(abajo)*.

deseada, algunas hormigas permanecen sobre ellas y, con sus patas y mandíbulas, mantienen las hojas en su sitio. Otras hormigas se marchan hacia los nidos ya construidos y vuelven otra vez al nuevo lugar llevando larvas ya un poco crecidas. Las obreras mueven las larvas hacia adelante y hacia atrás, entre la unión de las hojas. La larva suelta fibras de seda de la glándula que se abre debajo de su boca y va cosiendo las hojas. Millares de estos cosidos que entrelazan las hojas son lo bastante fuertes para mantener las hojas fijas. Las fibras de seda se utilizan también para hacer las entradas circulares y galerías exteriores que conducen hasta el interior del nuevo nido.

Una sola colonia de hormigas tejedoras puede ocupar un espacio considerable de la cobertera de follaje de un bosque. Esta colonia puede apropiarse de todo un árbol o bien de varios árboles adyacentes, siempre que no se rompan las líneas de comunicación entre ellos, que son vitales para estos insectos sociales. A partir de las hojas de los árboles, las hormigas tejedoras construyen centenares de nidos que sirven como refugios, zonas de cría o avanzadillas. Durante el día, cuando se hallan en búsqueda de alimento, recorren cada centímetro cuadrado de la hoja y rastrean dentro de su territorio. Ahuyentan a los enemigos, capturan insectos como presas y recogen la dulce "melaza" de los excrementos de los enjambres de insectos de las cortezas y también de otros insectos homópteros, minadores, que las hormigas conservan y guardan como si fueran un rebaño o una granja.

Las especies de *Oecophylla* no son los únicos insectos que tejen. Hay varias especies tropicales que utilizan también la seda de las larvas para construir nidos en los árboles y los arbustos. Las hormigas tejedoras se distinguen, sin embargo, por su estrecho control del medio ambiente. De hecho, el hombre ha utilizado ya hormigas tejedoras para vigilar el medio ambiente arbóreo en beneficio propio.

Referentes a la región china de Cantón hay testimonios que muestran la recolección de nidos de hormigas tejedoras para venderlos y colocarlos en limoneros cultivados, al objeto de combatir las plagas de insectos, hacia alrededor del año 300 d. C. El mismo procedimiento está documentado para el siglo XII y se utilizaba todavía con éxito en China meridional en el siglo XX. La hormiga tejedora utilizada con esta finalidad fue la especie asiática *Oecophylla smaragdina.* Este tipo de utilización de las hormigas tejedoras es el ejemplo más antiguo de que se tiene noticia para el control biológico por parte de insectos en la historia de la agricultura. Recientemente, Dennis Leston, que se hallaba antes en la Universidad de Ghana, y otros entomólogos han recomendado la utilización de especies africanas de hormigas tejedoras para el control de plagas en cosechas de árboles como el cacao. Gracias a los estudios llevados a cabo en Ghana se ha visto que la presencia de las hormigas tejedoras reduce la probabilidad de que se produzcan dos de las enfermedades más series del cacao, causada una de ellas por un virus y la otra por un hongo. En ambos casos, el germen patógeno se transmite por chinches de campo. Las hormigas tejedoras combaten las plagas atacando a los chinches, obviamente. Las obreras de *Oecophylla* muestran de una manera particular su eficacia cazando insectos que se comen los tejidos y producen galerías en los árboles.

Este control excepcional del medio ambiente por parte de las hormigas tejedoras se ha alcanzado a través de la evolución de formas avanzadas de comportamiento social. El sistema de comunicación que hemos apreciado en nuestros estudios de la especie africana de hormiga tejedora es uno de los sistemas más complejos y adelantados que se conocen entre los insectos sociales. La gran fuerza de las hormigas sociales ra-

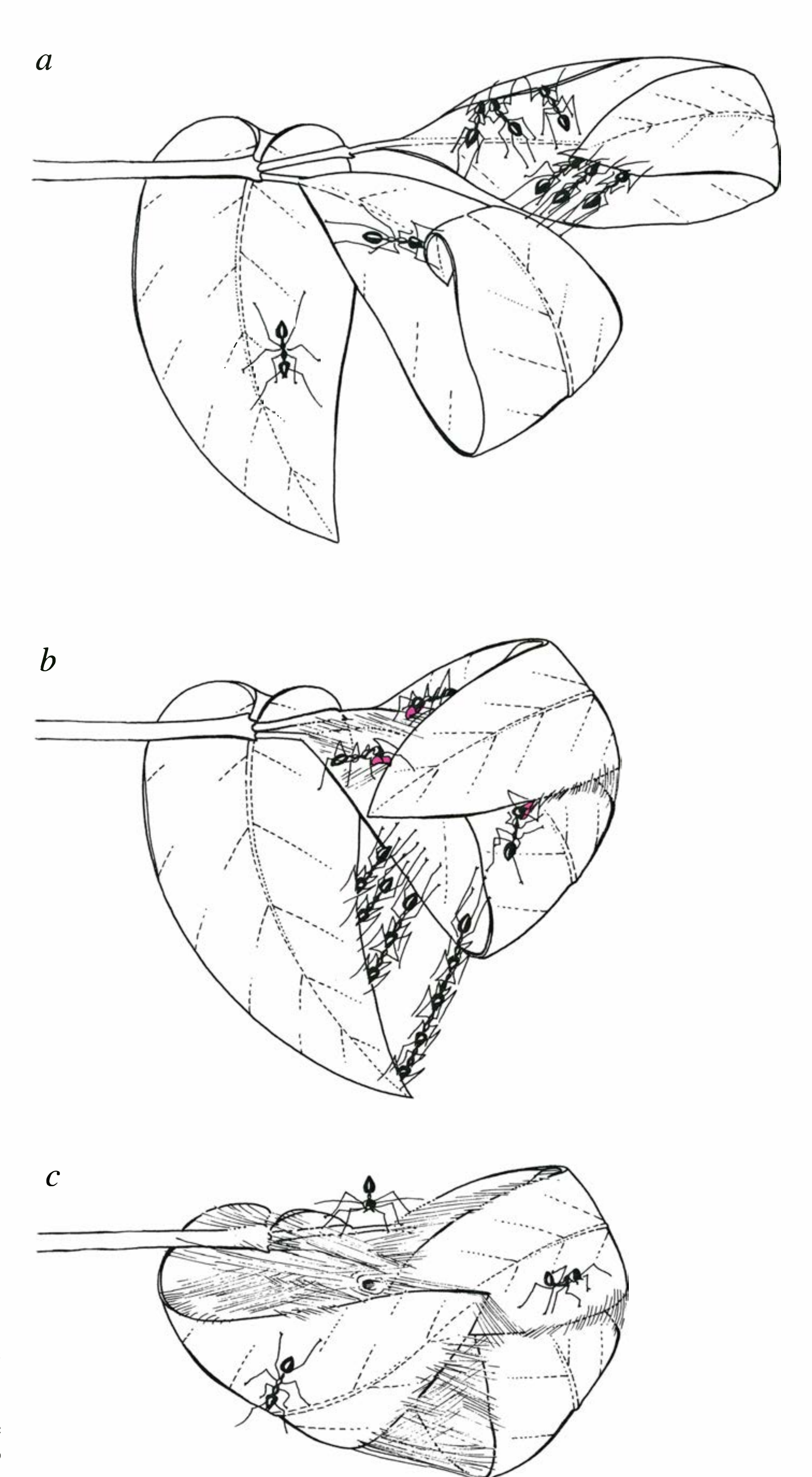


CADENA VIVIENTE de tejedoras, que dobla el extremo de una hoja durante la construcción del nido; ello constituye un notable ejemplo de trabajo en equipo. Las obreras acortan las cadenas subiéndose sobre el dorso de sus compañeras mientras arrastran el borde de la hoja tras de sí.

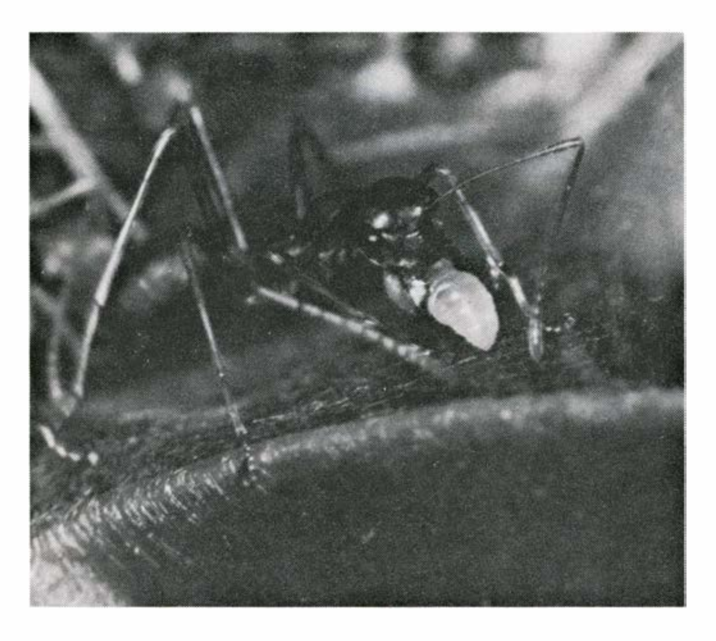
dica en su habilidad, ya demostrada en la construcción del nido, para cooperar en las actividades de grupo. Utilizan cinco métodos de reclutamiento distintos que consisten en diferentes combinaciones de señales táctiles y químicas, destinadas a iniciar otros esfuerzos en grupo. Estos sistemas de reclutamiento se utilizan en las principales actividades de las hormigas tejedoras fuera del nido: al encontrar un nuevo territorio, defendiéndolo y al extraer alimentos de él.

Las hormigas tejedoras poseen un impresionante sentido del lugar, que les ayuda a asegurar un nuevo territorio. Sus grandes ojos les dan una visión que es excepcionalmente aguda para las hormigas. Además, son capaces de recordar la aparición de muchos detalles en la zona del nido. Basta cambiar de sitio un objeto, de un lado a otro del nido, para que las obreras salgan al exterior a escudriñar el entorno como si se tratara de un nuevo territorio. Ocurre así cuando un objeto característico, como puede ser un vegetal del terreno o bien una caja, se cambia de lugar acercándolo al nido de las hormigas tejedoras; las obreras de vigilancia recorren entonces las ramas y hojas de su propio árbol en un esfuerzo por alcanzarlo. Si las hormigas no consiguen alcanzar la nueva superficie porque no llegan extendiendo las patas, empiezan a subir una encima de la otra creando pirámides o cadenas con sus cuerpos hasta que logran tender un puente sobre el vacío de separación. Después, las obreras se precipitan hacia el nuevo territorio y empiezan a explorarlo.

Las primeras exploradoras vuelven al nido para reclutar otras obreras que les ayuden a investigar el nuevo territorio. Señalan el camino desde el nuevo territorio al nido con un rastro aromático; es decir, dejan rastros de una feromona (un aviso de tipo químico) que guiará a sus compañeras de nido hacia la nueva región. El rastro aromático se crea por un sistema poco frecuente. Las hormigas sacan un segmento glandular del intestino posterior por el ano. Este órgano, que se llama glándula rectal y que se conoce sólo en las hormigas tejedoras, se utiliza en cuatro de los sistemas de reclutamiento. Cuando la glándula rectal se ha sacado al exterior, reposa sobre una especie de pequeño trineo formado por dos cerdas que emergen del extremo del abdomen de la hormiga. Cuando una hormiga vuelve hacia el nido va como pincelando sobre el suelo una secreción de la glándula rectal, con lo cual quedará marcado el rastro. Si una hormiga que tira de uno de estos rastreadores encuentra a otras compañeras de nido, agita el



LA COOPERACION EN LA CONSTRUCCION DEL NIDO en las hormigas tejedoras se ilustra en esta secuencia. Primero, las obreras trabajan independientemente en sus esfuerzos por doblar las hojas hacia abajo o hacia arriba. Cuando lo logran una o más de ellas en cualquier parte de la hoja, las demás obreras abandonan sus propios intentos y se reúnen *(a)*. En cuanto se ha dado finalmente a las hojas la forma de una especie de tienda de campaña, varias obreras siguen reteniéndolas en su sitio con las patas y las mandíbulas mientras que otras traen larvas ya crecidas *(color)* de los nidos preexistentes y uncen las hojas con la seda que secretan las larvas. *(b)*. Se añaden posteriormente más fibras de seda para construir las entradas circulares de las galerías *(c)*.





LA SEDA para tejer los nidos es secretada por las larvas ya algo crecidas, que las obreras adultas sostienen en sus mandíbulas y mueven hacia adelante y atrás de la hoja, por lo que parecen lanzaderas. Las fibras de seda, segregadas por glándulas, refuerzan las junturas.

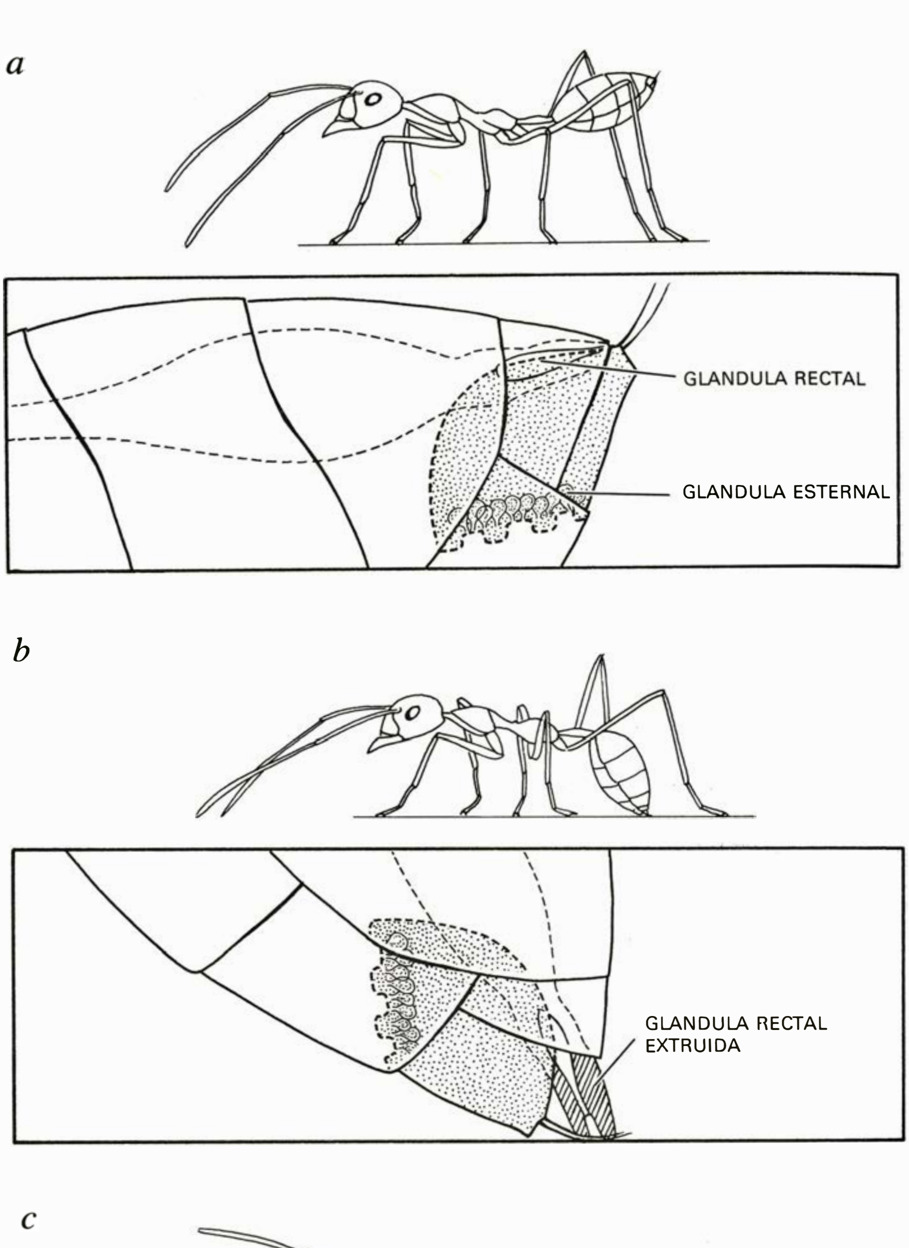
NIDO TERMINADO, construido por una colonia de la tejedora africana *Oecophylla longinoda* en un árbol plantado en el laboratorio del autor, de Harvard. En la naturaleza, una colonia de medio millón de obreras (descendientes de una sola reina) puede construir centenares de nidos a partir de las hojas de uno o más árboles. Las hormigas deambulan por este dominio durante el día y se retiran a los nidos por la noche.

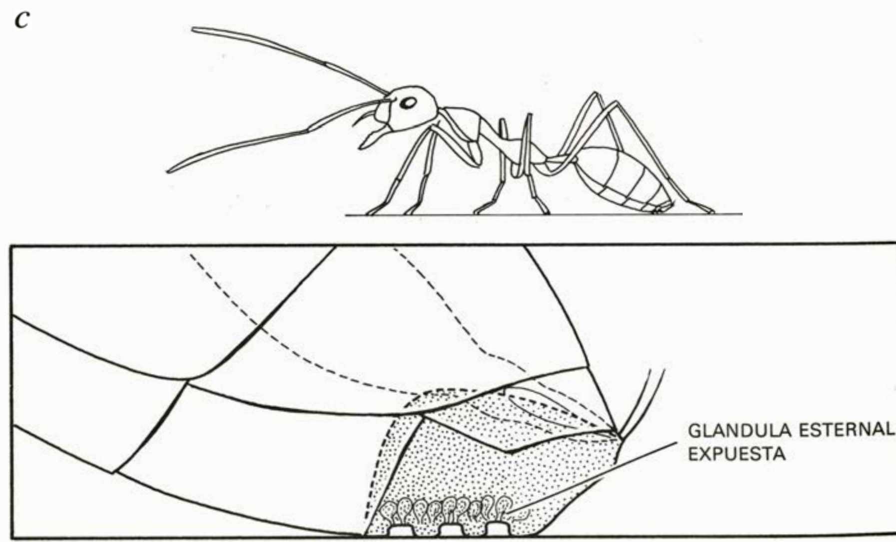
cuerpo en su dirección mientras les toca la cabeza con las antenas. El saludo estimula a las compañeras, que siguen entonces el rastro hacia el nuevo territorio y empiezan a explorarlo. Este sistema se denomina reclutamiento para un nuevo territorio.

Una vez asegurados los confines territoriales de una colonia de hormigas tejedoras, las obreras rastrean por todas partes la nueva zona en busca de alimento. Cuando una obrera encuentra una secreción azucarada (normalmente de algún pulgón) vuelve al nido a reclutar compañeras. De nuevo, se recurre a la glándula rectal para que desprenda el aroma del rastreo. En este método de reclutamiento la obrera estimula a sus compañeras golpeándolas con las antenas mientras les ofrece una regurgitación de la comida hallada. La emigración a nidos construidos en un nuevo territorio se efectúa también por otro método de reclutamiento, que involucra el aroma de la glándula rectal, el golpeteo con las antenas y el transporte físico de las compañeras.

Se utilizan otros dos métodos más de reclutamiento para defender el territorio de la colonia. Las hormigas tejedoras manifiestan particular agresividad contra los miembros de otras colonias de hormigas también tejedoras. Leston observó en realidad que los territorios de colonias distintas están separados por una "tierra de nadie", es decir, estrechas bandas en las que se aventuran pocas hormigas. Un encuentro entre colonias de hormigas tejedoras suele acabar inmediatamente en una batalla espectacular, en desastres sin cuento y posiblemente con la retirada de una de las colonias de parte o de todo el territorio. En el hábitat natural de las especies africanas, estos combates pueden durar días enteros, ya que la masa de oponentes lucha pausadamente a lo largo de líneas de defensa cambiantes.

Las obreras que están buscando comida y se topan con hormigas tejedoras enemigas, reaccionan con una serie de movimientos rápidos y precisos. El combate cuerpo a cuerpo se inicia con una especie de danza en la que los combatientes se levantan sobre sus patas extendidas y dan vueltas uno alrededor del otro con movimientos rápidos y espasmódicos. Luego embisten y agarran al otro con las mandíbulas. La hormiga derrotada queda clavada en el suelo. Se le cortan las patas y antenas y se esparcen, para concluir perforándole muchas veces el abdomen. Por todas partes quedan hormigas tejedoras destrozadas, muer-





AROMAS DE RASTREO, dejados por las hormigas tejedoras para coordinar la actividad social. Normalmente, la obrera recolectora camina con el abdomen levantado *(a)*. Cuando la hormiga penetra en un nuevo terreno de suministro de alimentos, baja el abdomen, evagina la glándula rectal por el ano y deposita una feromona, o substancia productora de mensajes, dibujando una raya en el suelo *(b)*. Mientras la glándula rectal está evaginada permanece sobre una especie de fino trineo constituido por dos cerdas. Las compañeras que han sido estimuladas táctilmente siguen el rastro dejado en el suelo hasta el nuevo territorio. El reclutamiento de corto alcance de obreras principales para luchar contra una invasión de intrusas finaliza exponiendo la glándula esternal del abdomen y arrastrándola para dejar una señal de aroma de rastreo, que sigue una trayectoria ondulante *(c)*.

tas y moribundas. Algunas obreras vuelven al nido utilizando en su huida la glándula rectal de rastreo. Cuando las hormigas que están dejando este rastro encuentran a otras compañeras, empiezan a moverse en lo que parece una versión ritualizada de la danza previa al combate. Las compañeras responden, sin embargo, no peleando sino corriendo sin ton ni son por la pista que lleva al campo de batalla.

Al propio tiempo, las obreras que están peleando utilizan otro sistema de reclutamiento de corto alcance. Esto sucede cuando una hormiga recolectora se encuentra con una hormiga enemiga, pero en vez de entrar en combate con ella abandona el lugar y corre dibujando un camino zigzagueante mientras arrastra el abdomen sobre el suelo. En este sistema de reclutamiento, la hormiga hace girar el segmento terminal del abdomen para exhibir la glándula esternal. Este órgano, recientemente descubierto, sólo se conoce en las hormigas tejedoras. Las hormigas son atraídas al notar el aroma de la secreción de la glándula esternal desde una distancia de unos 10 centímetros. De este modo acaban por reunirse grupos de hormigas en los lugares en los que se ha encontrado por primera vez al enemigo.

J. W. S. Bradshaw y sus colegas de la Universidad de Southampton han demostrado que este efecto se potencia con la liberación de diversas substancias de alarma procedentes de las glándulas localizadas en la base de las mandíbulas de la hormiga tejedora. Algunas substancias de éstas atraen a las compañeras a escena. Otras incrementan el nivel de excitación y agresividad de las hormigas. Nosotros hemos observado repetidamente que estos grupos de hormigas reclutadas son, con mucho, más contundentes en el combate que las hormigas que pugnan individualmente. Por ejemplo, las obreras de un gran nido de *Polyrhachis militaris* pueden acabar fácilmente con las hormigas tejedoras tomadas una a una. Cuando tres o más hormigas tejedoras forman un grupo compacto, sin embargo, pueden apoderarse de otra hormiga de común acuerdo y clavarla en el suelo. Otras obreras convergen rápidamente en este punto y participan en el golpe mortal.

La hormiga tejedora es experta en el reconocimiento del aroma de la glándula rectal y zonas anales. Nos hemos dado cuenta de que una vez las recolectoras han ocupado el nuevo territorio en el laboratorio, empiezan a depositar grandes gotitas de materia fecal sobre la superficie del territorio. Este comportamiento difiere del que se ve en la mayoría de las distintas clases de hormigas, que concentran sus excrementos en áreas de desecho y otras zonas delimitadas. Cuando las hormigas tejedoras vigilan su territorio, inspeccionan las gotitas fecales. Si una hormiga tejedora encuentra una gota dejada por un miembro de otra colonia, reacciona momentáneamente con aversión, adopta una postura hostil y luego inspecciona la gotita con más detenimiento. Hemos podido indu-

SISTEMA	FUNCION	SEÑALES QUIMICAS	SEÑALES TACTILES	TIPO DE MOVIMIENTO
Reclutamiento para alimentación	Reclutamiento de obreras principales destinadas a una fuente de alimentación inmóvil, especialmente para materiales azucarados	Aroma de rastreo de la glándula rectal y regurgitación de líquido de la recolección	Contactos con las antenas, movimientos con la cabeza y apertura de mandíbulas, asociados con el ofrecimiento de alimento	Dejando rastros zigzagueantes alrededor de la fuente de alimentación, con un rastro principal que conduce directamente al nido
Reclutamiento para nuevo territorio	Reclutamiento de obreras principales para un nuevo territorio	Aroma de rastreo de la glándula rectal	Contactos con las antenas y ocasionalmente sacudidas del cuerpo hacia adelante y hacia atrás	Amplios rastros ondulantes dejados alrededor del nuevo territorio con deposición de materiales del intestino posterior que contienen feromonas territoriales; el rastro principal conduce directamente al nido
Reclutamiento durante la emigración	Emigración de miembros de la colonia hacia un nuevo emplazamiento del nido	Aroma de rastreo de la glándula rectal	Por los contactos con las antenas, una hormiga indica su preparación para llevar a otra a un nuevo emplazamiento para el nido	El rastro principal conduce directamente al nido sin rastros adicionales zigzagueantes Las obreras llevan al nido primero a las larvas y pupas, y luego a las otras obreras
Reclutamiento de corto alcance contra enemigos	Reclutamiento rápido de compañeras para agruparlas y capturar más rápidamente los invasores y presas	Rastreo en tramos cortos y ondulantes de la glándula esternal; exhibición de la superficie de la glándula con el abdomen levantado	Ninguna	Breves rastros zigzagueantes limitados a la vecindad del contacto con el enemigo
Reclutamiento de largo alcance contra enemigos	Reclutamiento de largo alcance de obreras principales para luchar contra los invasores. Especialmente intensivo durante los combates territoriales entre miembros de la misma especie	Aroma de rastreo de la glándula rectal	Contactos con las antenas. Durante períodos de gran excitación el cuerpo se agita hacia adelante y hacia atrás	El rastro principal conduce directamente al nido

SISTEMAS DE RECLUTAMIENTO de las tejedoras. Las dos feromonas secretadas por la glándula rectal y la glándula esternal, cuando se combinan con las señales táctiles y la distribución espacial del aroma de rastreo, pueden comunicar cinco mensajes diferentes.

cir el mismo tipo de reacciones con líquido extraído de la parte posterior del tubo digestivo de hormigas forasteras.

Las substancias fecales dan ventaja a las hormigas tejedoras cuando éstas actúan como defensoras en un combate territorial. Preparamos una serie de ocho "guerras" entre colonias en áreas previamente marcadas con gotas fecales de una u otra de las colonias. En cada caso, los miembros de la colonia que había depositado las gotas dudaban menos en recorrer el terreno y en reclutar compañeras más rápidamente cuando encontraban hormigas extranjeras. Como resultado obtenían una ventaja inicial y afirmaban más terreno durante el combate inicial.

Según parece, los rasgos que permiten diferenciar a las hormigas tejedoras se establecieron hace mucho tiempo. Las especies africanas y asiáticas son las supervivientes de uno de los linajes más característicos y antiguos de hormigas. Existen muchos insectos fósiles que vivieron hace más de 100 millones de años, que se han conservado en ámbar, una resina fosilizada. Se encontraron fósiles de dos especies de hormigas tejedoras extinguidas, *Oecophylla brevinodis* y *Oecophylla brischkei,* en ámbar que se depositó en una zona del Mar Báltico hace unos 30 millones de años, durante el período oligocénico. A lo largo de esa época, la Europa septentrional albergaba selvas de zonas tropicales y templadas. La muestra fósil manifiesta que muchos insectos de estos bosques se parecen a los insectos de ambientes semejantes de Europa y Asia actuales. En particular, las especies extinguidas de *Oecophylla* se hallan más relacionadas con las modernas especies asiáticas que con las que se encuentran hoy en Europa.

Hace unos 15 años que se obtuvo una primera idea de conjunto de la organización social de *Oecophylla* extinguida. En 1963, Mary Leakey estaba llevando a cabo investigaciones sobre fósiles en la isla de Mfwangano, en el lago Victoria de Kenia, y descubrió una colección de hormigas fósiles: 366 menudas hormigas cristalinas reunidas en un solo punto. Al parecer, las hormigas habían estado viviendo en un nido de hojas que había caído a un embalse de agua dulce, en donde el nido y sus habitantes quedaron recubiertos rápidamente por los sedimentos. En tales condiciones, se conservó una cantidad de detalles poco frecuente. Uno de nosotros (Wilson) identificó el conjunto como una parte de una colonia de hormigas tejedoras extinguidas. Es la primera, y hasta ahora la única, sociedad de insectos encontrada en estado fósil. El conjunto abarca grupos de larvas y pupas. Algunas de las hormigas fósiles están todavía asidas a fragmentos de hojas. Ya que había una pequeña población de ejemplares fósiles, y no era el caso normal en los fósiles de hallar individuos aislados, se pudo realizar un estudio estadístico de la distribución de las castas de la especie fósil. Las características anatómicas de estas hormigas y la abundancia relativa de dos castas de obreras permitieron deducir su total similaridad con aquellas de entre hormigas modernas que pertenecen a las especies del género *Oecophylla.*

El elemento más notable del sistema de castas de las modernas hormigas tejedoras es la obrera secundaria: la casta de las hormigas menores y menos numerosas, especializadas en el cuidado de los huevos y de las larvas jóvenes. En la mayoría de las especies de hormigas que poseen más de una casta son las obreras principales las que sufren modificación anatómica y las que son menos abundantes. La población fósil descubierta por Mary Leakey estaba en un depósito del Mioceno inferior, es decir, de una antigüedad de unos 15 millones de años por lo menos.

La anatomía poco frecuente y la distribución de medidas en la que participan las hormigas tejedoras del Mioceno y las actuales sugiere que esta especial distribución del trabajo entre las especies vivientes de *Oecophylla* es de origen muy antiguo.

Como implica la prueba de las hormigas tejedoras fósiles, la organización social avanzada confiere una estabilidad evolutiva de las sociedades de insectos. Esta estabilidad posee ventajas e inconvenientes. Por un lado, los estudios efectuados parecen indicar que las obreras, tomadas individualmente, no tienen más de 50 actos de comportamiento distintos, la mayoría de los cuales están destinados a la comunicación. El resultado de esta orientación casi exclusivamente social es que la colonia de hormigas tejedoras es una unidad de trabajo extraordinariamente eficaz. Por otra parte, la eficacia de la colonia se obtiene por la rígida programación de los componentes relativamente simples del comportamiento individual, que aseguran un complejo y ajustado modelo de cooperación durante las actividades de grupo. Ocurre que la colonia puede prosperar únicamente a expensas de cualquier indicio de acción individual por parte de los miembros de la comunidad. En otras palabras, las hormigas tejedoras, al igual que las abejas melíferas, parecen haber alcanzado el punto final de un peldaño o salto en la evolución adaptativa de los insectos sociales.



Una aldea céltica en el sur de Inglaterra

Desde el siglo sexto a.C. hasta los decenios inmediatos tras la conquista romana de Inglaterra, tres asentamientos sucesivos de agricultores y ganaderos celtas ocuparon un recinto rodeado de un foso en Dorset

Geoffrey Wainwright

En los últimos siglos anteriores a la Era Cristiana, tribus célticas dominaron la mayor parte de Europa, entre el Danubio y el Atlántico. En una ocasión, los celtas llegaron hasta saquear la Roma esplendorosa. En el mismo período, sucesivas oleadas de celtas poblaron la mayor parte de Inglaterra. Las tribus inmigrantes gobernaron la isla hasta la conquista romana, y más adelante, bajo la romanización, conservaron gran parte de su autoridad hasta la época de los anglosajones. Pero ni siquiera los estudiantes de Historia Antigua saben gran cosa de la vida rural en la Inglaterra céltica. Parte de la culpa de esta ignorancia corresponde a los arqueólogos británicos.

Hasta hace cinco años, el único asentamiento celta rural de cierto tamaño, excavado sistemáticamente y que había proporcionado información significativa de orden socioeconómico sobre la Inglaterra prerromana, era Little Woodbury, enclave cercado de Wiltshire, en las proximidades de Salisbury. Gerhardt Bersu dirigió allí los trabajos en 1938 y 1939, bajo los auspicios de la Prehistoric Society, pero la investigación incoada quedó interrumpida cuando sólo se había descubierto un tercio del recinto. La excavación, aunque parcial, permitió hacer algunas deducciones útiles en torno a la cultura, la sociedad y la economía de la Inglaterra céltica, pero lo incompleto del trabajo impidió llegar a conclusiones firmes en muchos aspectos.

El trabajo de campo y el reconocimiento aéreo realizados con posterioridad en el sur de Inglaterra revelaron cierto número de enclaves comparables a Little Woodbury, incluida una aldea céltica de buen tamaño en Dorset, a unos 25 kilómetros al norte del puerto de Bournemouth en el estrecho de Calais. Los terraplenes originales del asentamiento habían desaparecido hacía tiempo por obra del arado, pero los perfiles que definían un recinto de casi una hectárea y media eran visibles en fotografías aéreas hechas por J. K. S. St. Joseph. Por su tamaño y configuración, el recinto se parecía mucho a Little Woodbury. Por ello, el nuevo yacimiento ofrecía una oportunidad de ampliar la investigación de Bersu, esta vez mediante una excavación total. Los trabajos empezaron en el recinto de Gussage, llamado así por su proximidad a la aldea actual de Gussage All Saints, en 1972, bajo los auspicios del Departamento Británico del Medio Ambiente. En vista de la continua erosión producida por la labranza, la excavación se consideró como operación de rescate arqueológico.

El yacimiento de Gussage se halla en el centro de un territorio ocupado en el siglo primero a.C. por una tribu céltica, los durótrigos. La tribu dominaba Dorset y parte de las vecinas Wiltshire, Somerset y Devon. Su territorio y el de las tribus celtas inmediatas está señalado por fortines castreños del tipo de Hod Hill y de un gran recinto de veinte hectáreas conocido como Maiden Castle. Los castros estuvieron ocupados por varios grupos célticos a lo largo de 600 años antes de que esta parte de Inglaterra fuese pacificada en 43-44 a.C. por la Legión Segunda (Augusta) al mando del futuro emperador Vespasiano.

VISTA AEREA del poblado céltico excavado cerca de la aldea de Gussage All Saints. Sus seis siglos de ocupación, acreditada por una sucesión de fosos, agujeros para postes y pozos para escombros, se aprecian en la fotografía de la página opuesta. Siguiendo un plan de excavación total, se limpió el yacimiento para salvar sus restos de ulteriores daños producidos por la labranza.

Nuestra excavación demostró que la aldea de Gussage había estado ocupada durante todo este período de tiempo, aproximadamente. Había sido fundada hacia 550 a.C. y fue abandonada definitivamente en el tercer cuarto del siglo primero d.C., no mucho después de la llegada de los romanos. Desde el punto de vista constructivo, el desarrollo del asentamiento tuvo lugar en tres fases.

El primer asentamiento de Gussage, establecido a comienzos de la Edad del Hierro británica, duró unos 250 años, desde 550 hasta 300 a.C., aproximadamente. Su perímetro estaba señalado por un foso de escasa profundidad, de poco más de un metro de ancho y sin llegar al metro de fondo; la tierra extraída sirvió para formar un parapeto en el borde exterior del foso. La entrada principal del recinto se encontraba al este. Estaba flanqueada por un par de fosos en "antena" que canalizaban el tráfico dirigido a ella hacia una calzada de ocho metros de ancho que cruzaba el foso principal y terminaba en una puerta de madera. La combinación de los fosos en antena y de la puerta era evidentemente un elemento defensivo.

Los edificios construidos dentro del primer recinto de Gussage nos son conocidos únicamente por los agujeros que habían alojado sus postes de madera. Por la misma razón, descubrimos las actividades de la aldea examinando el contenido de varios agujeros llenos de basura, asociados con los primeros edificios, y analizando los restos encontrados en los así llamados "vaciados de taller" dentro del recinto. La mayor parte de los agujeros y de los vaciados estaban situados a cierta distancia del foso de circunvalación. El sistema de su distribución es claro: se encuentran en las inmediaciones de grupos de agujeros de cimentación de postes, muchos de los



MARCAS DE COSECHAS. Los puntos y líneas oscuras visibles en los campos cultivados que se aprecian en esta fotografía aérea oblicua llevaron al reconocimiento de Gussage. El norte se halla en la parte superior; la mayor parte del foso del perímetro y los dos pares de fosos en "antena" se ven claramente, lo mismo que el foso anular de la fase última del poblado. Las marcas se producen porque las plantas que crecen en el terreno removido hacen llegar sus raíces a mayor profundidad, encuentran mejor acceso al agua subterránea y adquieren un color verde más oscuro.

EL FOSO ANULAR de la fase final de Gussage formaba un recinto defensivo dentro del recinto principal del poblado. Fue construido a mediados del siglo primero d.C. Dentro del anillo, había un edificio circular de madera que estaba defendido por una recia puerta del mismo material. Se llenó rápidamente de arrastres sin que se tomase la molestia de repararlo, señal de que la necesidad de estas defensas tuvo corta duración.

cuales forman cuadrados, con un poste en cada esquina. Los lados de los cuadrados alcanzan longitudes que oscilan entre 1,7 y 2,5 metros.

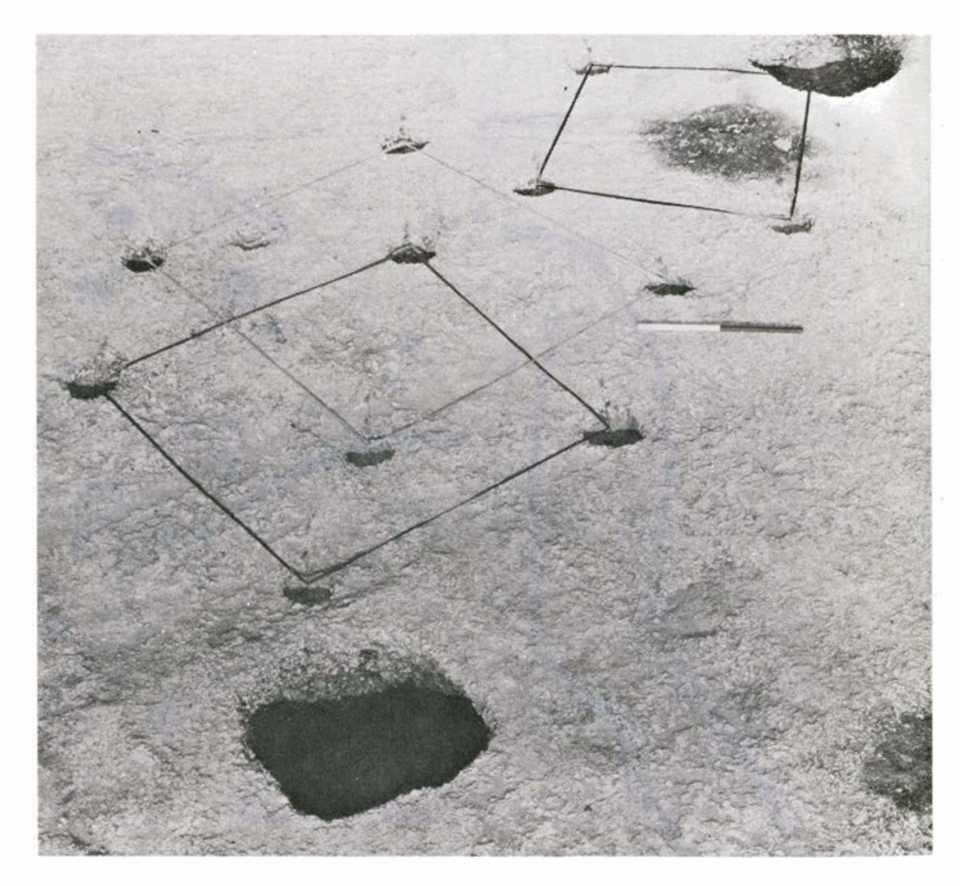
La ordenación cuadricular de agujeros de postes ofrecen la única señal de los que pudieron ser los edificios de la primera fase del asentamiento de Gussage. Hay que tener presente, sin embargo, que varios siglos de erosión por medio del arado se han llevado todos los residuos de edificios que no fueran suficientemente grandes. Cabe identificar entre 15 y 20 dispositivos cuadrados concentrados en una zona de unos 50 metros de largo por 40 de ancho en el centro del recinto. Los pozos asociados con ellos ascienden a 125; por término medio, el volumen de cada pozo tiene algo menos de dos metros cúbicos, de modo que el espacio total disponible en estos pozos de la primera fase de Gussage suma 229 metros cúbicos. Algunos de ellos pudieron servir para almacenar grano, pero al final todos se llenaron de basura y de restos animales y humanos.

La segunda fase de Gussage abarca un período comprendido entre el año 300 y el 100 a.C., aproximadamente. Hay algunas señales de continuidad entre las dos fases. Por ejemplo, aunque se reconstruyó la entrada del recinto, no quedó desplazada, y el foso principal, ahora ensanchado, respetó el trazado original. Además, los pozos abiertos durante la segunda fase lo fueron en su casi totalidad a una distancia fija de los de la primera fase. Estos pozos, sin embargo, son palpablemente mayores que los más antiguos. Aunque su número sólo llega a 69, tienen una capacidad total de casi 210 metros cúbicos.

Los restos arquitectónicos de la segunda fase son muy parcos. El único edificio seguro para vivienda tenía planta circular. A juzgar por las huellas de una zanja que lo rodeaba, medía unos nueve metros de diámetro. Tenues vestigios de una segunda zanja del mismo tipo delatan la existencia de otro edificio circular durante esta fase, pero no hay señal de agujeros de cimentación de postes. En cuanto al foso que rodeaba todo el poblado, la ampliación de la segunda fase le dio más de dos metros de anchura y casi metro y medio de profundidad. La renovación de la entrada del recinto obligó a excavar una segunda pareja de fosos en antena. La anchura de la calzada se redujo a cinco metros, al tiempo que se construyó una puerta de madera más compleja, con sus postes principales asentados sobre una trinchera con empalizada. Los agujeros de asiento de los pies derechos son lo bastante grandes



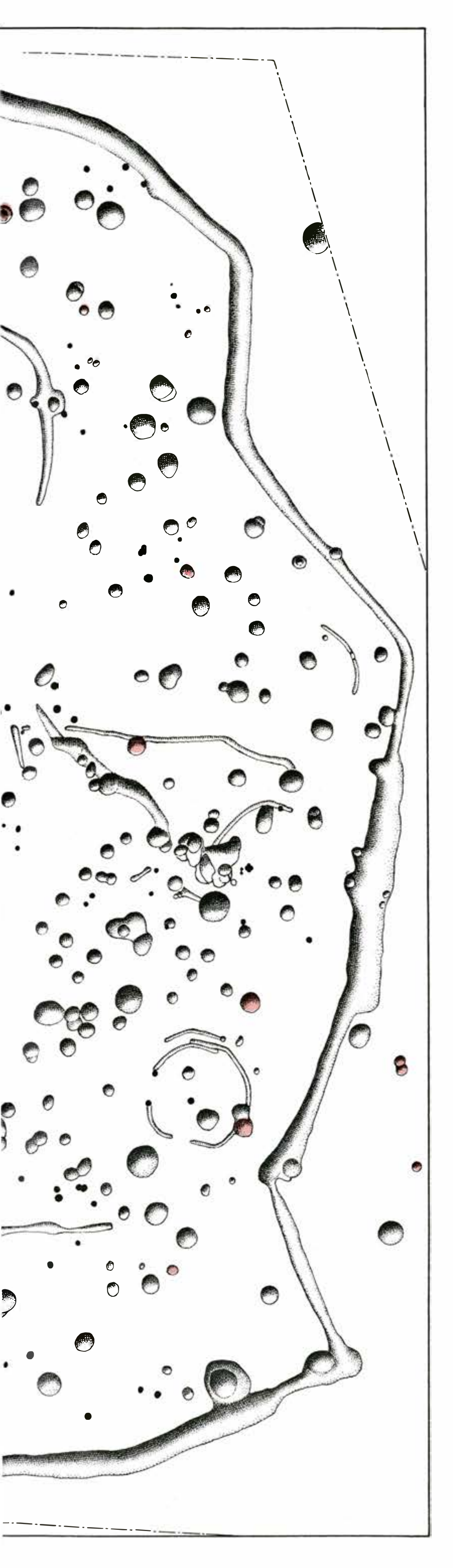
CUMULO DE HUESOS excavado en la parte superior del basurero 293, uno de los pozos pertenecientes a la fase última de Gussage. Comprende trozos de patas y mandíbulas inferiores de vacuno y los cráneos de un buey y de un caballo. Los habitantes de Gussage criaban vacas, ovejas y cabras; se hacían con los caballos mediante rodeos de potros salvajes y doma de los adultos de tres años.



LAS FILAS DE AGUJEROS para postes de la primera fase de Gussage aparecen marcados con cordeles en esta fotografía, para sugerir que pies derechos ordenados en cuadrados pueden haber formado los soportes principales de los edificios residenciales. Los cuadrados oscilan entre 1,7 y 2,5 metros de lado. Parece improbable que los pies derechos fueran postes de esquina, y ello porque unos edificios tan pequeños habrían de resultar, en efecto, sumamente angostos.



0
10
20
30
40
50
METROS
NORTE
LIMITE DE EXCAVACION



como para sugerir que la puerta pudo haber estado coronada por una torre, pero la entrada no pudo tener más de dos metros y medio de ancho.

La fase tercera y final de Gussage duró desde el año 100 a.C., aproximadamente, hasta que el poblado fue abandonado hacia el 80 d.C. Una vez más, cierto grado de continuidad parece venir sugerido por el hecho de que ni la entrada oriental ni el foso del perímetro se vieron desplazados. Los 180 pozos abiertos durante la fase final de Gussage, sin embargo, se distribuyeron en torno a su cercado, haciendo caso omiso de la ubicación de los pozos más antiguos. Algo más pequeños que los de la segunda fase, el volumen total de los nuevos pozos se acerca a los 500 metros cúbicos.

Durante la fase final se construyeron tres recintos secundarios dentro del perímetro del foso. Los dos más importantes fueron, respectivamente, un trapezoide que pudo haber servido como redil para el ganado y un recio terraplén circular destinado probablemente a proporcionar una mayor seguridad a los edificios situados en su interior. Cualquiera que fuese el motivo de este foso anular, su construcción se produjo en los últimos momentos de la historia del poblado, hacia mediados del siglo primero d.C. El foso se cegó rápidamente, sin que nadie lo reparase, señal de que la necesidad de esta defensa fue de corta duración.

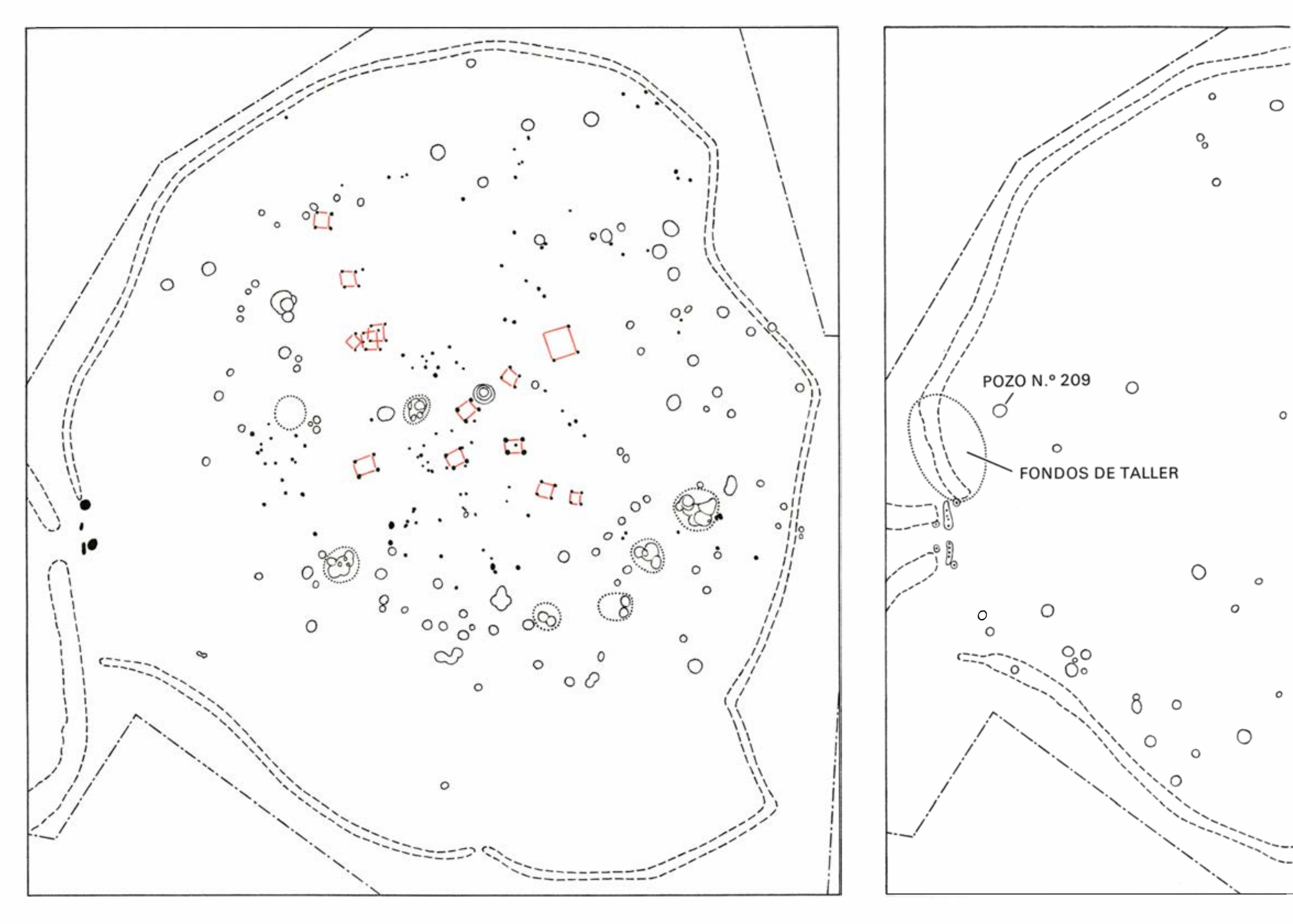
Hasta aquí he suministrado datos de las sucesivas fases de Gussage sin aducir pruebas que los apoyen. Recogimos ciertamente un elevado número de muestras de carbón adecuadas para obtener dataciones mediante carbono-14. Nueve de ellas se enviaron a V. R. Switsur, del Radiocarbon Dating Research Laboratory, de la Universidad de Cambridge. Tres muestras de conjuntos de la primera fase suministraron dataciones de fechas que oscilaban de 790 a 420 a.C. Dos muestras de contextos de la segunda fase dieron lecturas cuyo calibre abarcaba desde 410 hasta 140 a.C. y dos muestras más, de niveles de la tercera fase, se movían entre 50 a.C. y 150 d.C.

Estos márgenes cronológicos son muy amplios, y la verdadera época de cualquier suceso puede corresponder a un punto cualquiera entre los dos extremos. Sin embargo, el abandono de la aldea de Gussage puede fecharse con ayuda de datos más precisos, de los cuales disponemos. Cierto tipo de cerámica roja, muy admirada por los romanos y clasificada con cierta imprecisión como "samia" (más conocida como "sigillata" en español), experimentó cambios estilísticos tan continuos, que las distintas vajillas samias pueden tomarse con seguridad como indicadoras de diferentes períodos imperiales. Cinco de los basureros de Gussage proporcionaron fragmentos de cerámica samia correspondientes a los períodos de los emperadores romanos Claudio (41-54 d.C.) y Flavio Vespasiano (69-79 d.C.). Su presencia demuestra una perduración del poblado más allá de la segunda mitad del siglo primero d.C. y, probablemente, hasta el último cuarto del siglo. Por su parte, la más antigua de las determinaciones del carbono-14 señala el poblamiento inicial de Gussage en un momento anterior a los comedios del primer milenio a.C.

Exceptuada la cerámica, los utensilios recobrados en los basureros y fondos de taller de Gussage no son especialmente numerosos. No obstante, unidos a los restos orgánicos con que aparecen asociados ofrecen testimonios, de naturaleza económica y social, de la vida rural británica entre los celtas de la Edad del Hierro. Por ejemplo, en el campo de la tecnología, el molino plano o de silla de montar *(saddle quern)*, un artefacto bastante primitivo para moler grano, era empleado todavía en la primera fase de Gussage. No mucho después de la fundación del poblado, sin embargo, se introdujo un sistema de moler mucho más eficiente, el molino de mano giratorio. Para poner otro ejemplo, los peines estrechos fabricados en hueso son artefactos que revelan cierto grado de refinamiento en la manufactura de paños. Prácticamente ausentes entre los restos de la primera fase del poblado, son relativamente numerosos en la segunda fase del mismo.

Otro adelanto tecnológico se encuentra acreditado en la cerámica de Gussage. Las especies de la primera y segunda fases son las usuales, modeladas a mano y típicas de este período en el sur de Inglaterra; por ejemplo, urnas globulares y con hombros, finos cuencos revestidos de hematites, salseras de lados verticales y urnas con gruesos pedestales como pie. En la fase final de Gussage, coincidiendo

PRINCIPALES RASGOS de las tres fases sucesivas de Cussage, representados en el plano de la izquierda. Su orientación es la misma que la de la fotografía que abre el artículo, con el este a la izquierda. El recinto, de unos 110 metros de través de este a oeste y de más de 120 metros de norte a sur, abarca una superficie de casi hectárea y media. Los fosos en antena, fuera de la entrada oriental, servían para canalizar el tráfico hacia la puerta. El color señala un pozo de fecha desconocida.



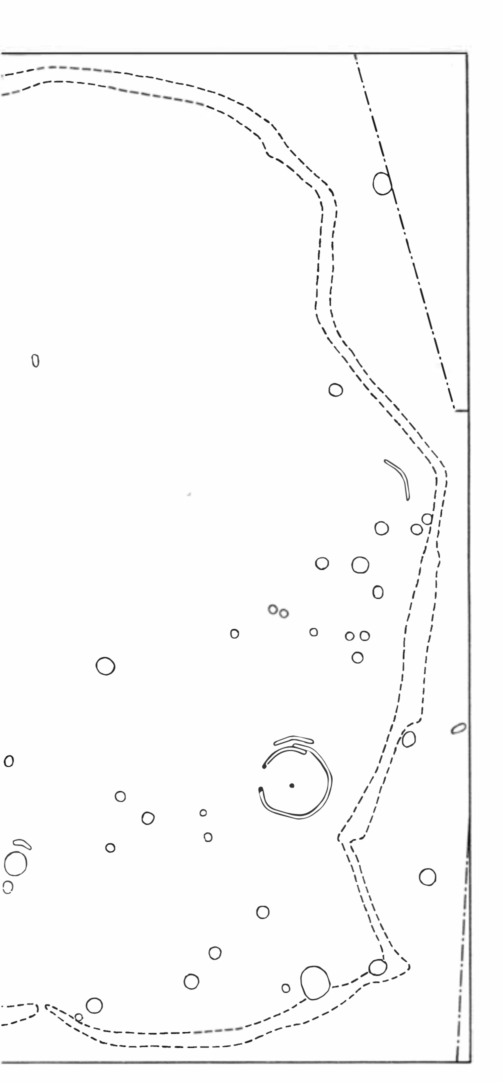
LAS TRES FASES DE OCUPACION de Gussage están fechadas de 550 a.C. a 300 *(izquierda),* de 300 a.C. a 100 *(centro)* y de 100 a.C. a 80 d.C. *(derecha).* El foso que rodea el primer poblado tenía sección en *V,* con 80 centímetros de profundidad y 1,2 metros de ancho. Dos grandes agujeros para postes señalan la puerta en el lado oriental del recinto; los fosos en antena por fuera de la puerta medían tres metros de ancho. Muchos agujeros para postes dentro del recinto forman dispositivos cuadrados; pueden haber contenido los pies derechos principales de edificios de habitación. Trece de ellos aparecen en color en el plano. Varios fondos de taller *(líneas punteadas)* están asociados con la primera fase de Gussage. Los basureros de esta fase tienen una capacidad conjunta de almacenamiento de 229 metros cúbicos. La continuidad entre la primera

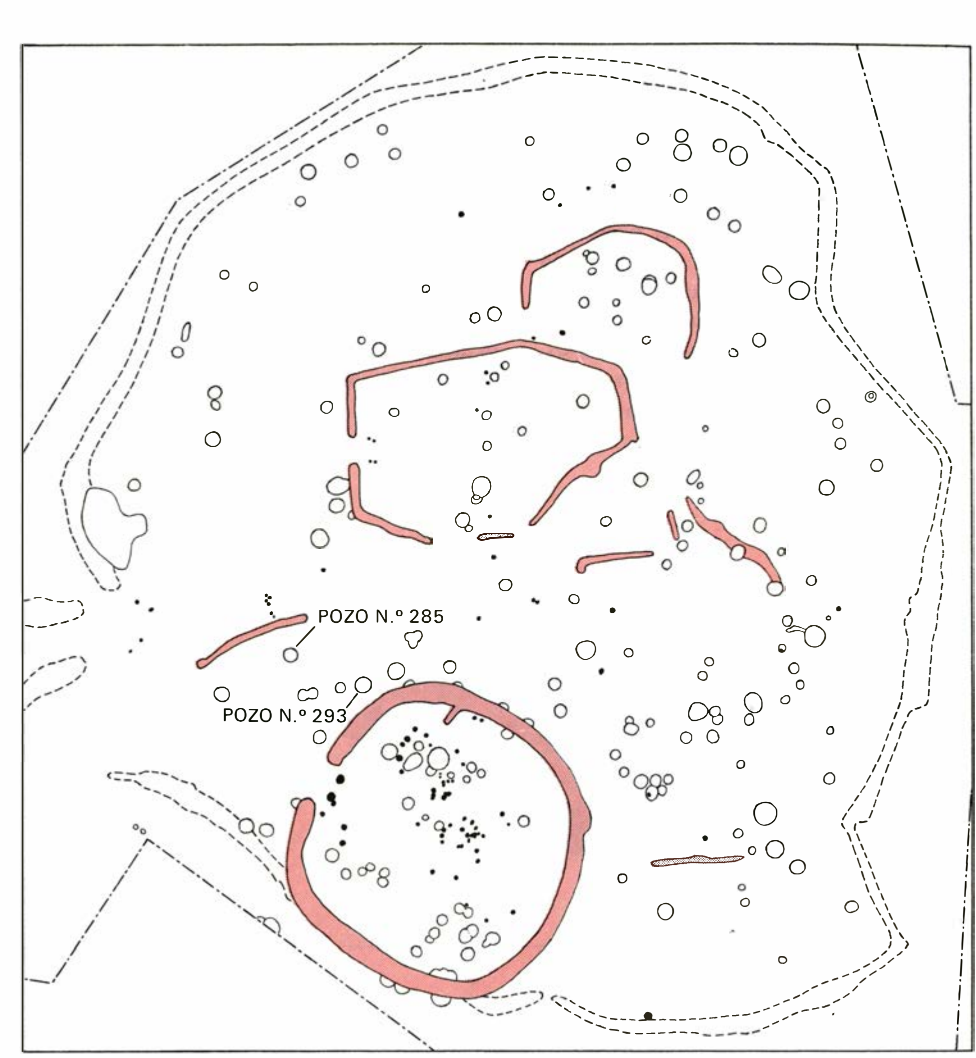
con la introducción del torno de alfarero, los estilos cerámicos evolucionaron rápidamente. Las vasijas modeladas a torno incluyen vasos con un asa, tinajas con asas embutidas y cuencos con pies anulares, por citar sólo unos cuantos.

Los objetos personales no son numerosos en ninguna de las tres fases. Típicos entre los hallados en los basureros de la primera fase de Gussage son los alfileres de hierro de cabeza anular, fíbulas de hierro y de bronce (incluyendo una fibula de bronce típica del período celta conocido al otro lado del Canal como La Tène 1-*a*), brazaletes hechos de bronce y de pizarra, cuentas de vidrio y tenacillas de hueso. La segunda fase está empobrecida incluso en artículos tan corrientes como éstos. En la fase final, las fíbulas, los colgantes de hueso y una gran variedad de artículos de tocador aparecen en número creciente.

Los artefactos más caseros comprenden puntas de hierro para la reja del arado y cuchillos de hierro con espigas claramente diferenciadas. Una balanza de bronce de brazos iguales revela la costumbre de pesar, como también lo hace una pesa de hierro para una romana. Objetos que podrían interpretarse como indicadores de un estado social, por ejemplo, fragmentos de vainas para espadas, se encuentran entre los escombros de las tres fases. Existe, sin embargo, la posibilidad de que sean acumulaciones de chatarra, pues tanto la metalurgia del hierro como la del bronce se practicaron en el poblado a lo largo de su historia.

Semillas carbonizadas y otros restos de la agricultura de Gussage indican que las gentes de la aldea cultivaban trigo y cebada, y probablemente más el primero que la última. El trigo pertenecía a una variedad rara en la actualidad, la espelta *(Triticum spelta).* La avena también era cultivada, y lo mismo los guisantes y las habichuelas desde la primera fase de Gussage en adelante. Lo cierto es que la abundancia creciente de legumbres a lo largo de los siglos sugiere que fueron adquiriendo una importancia cada vez mayor como alimentos. Señales de los campos donde eran sembradas estas plantas se aprecian todavía al norte, oeste y sur de la aldea. Una vez recolectado el grano, parte de él, o todo, se hacía secar antes de trillarlo y almacenarlo. Hornos de barro, muchos de ellos decorados, se destinaban a este cometido; los trozos fragmentados de estos hornos de secado son numerosísimos en la fase final. Algunos de los pozos excavados en Gussage han podido servir para el almacenamiento del grano cosechado.





y la segunda fase viene sugerida por el hecho de que la entrada fue reconstruida, no desplazada, y aunque el foso de perímetro se hizo más hondo y se dobló en anchura, siguió la misma ordenación. De los edificios situados dentro del recinto durante la segunda fase, sólo algunos agujeros para postes asociados con una construcción circular escaparon a la destrucción ocasionada por los arados. La capacidad de los 69 pozos excavados durante la segunda fase se aproxima a los 210 metros cúbicos. Un pozo, el 209, próximo a un gran fondo de taller, contenía los restos de la fundición de guarniciones de bronce para arneses y carros de caballos durante el siglo segundo a.C. Los principales rasgos de la fase final de Gussage son restos de empalizadas y un foso circular que encierra muchos agujeros para postes cerca del límite norte.

Sobre una base muestral de 15.500 ejemplares de huesos de animales recogidos en Gussage se puede reconstruir con cierta seguridad la economía ganadera de sus habitantes. Las especies representadas por esta abundancia de huesos comprenden caballos, vacas, ovejas, cabras, cerdos, perros y gatos. Los huesos representan, con mayor o menor igualdad, todas las partes del cuerpo de las siete especies. Todos los grupos de edades, desde el feto y el recién nacido hasta el anciano, están representados en proporciones que sugieren poblaciones "naturales" dinámicas.

Los restos animales fueron analizados por R. A. Harcourt. Este observó que dibujaban una línea, con la máxima de mortalidad en una edad comprendida entre los cuatro y los seis años; la estadística se mantuvo invariable a lo largo de la historia del poblado. Entre los toros, esta curva de mortalidad indica una selección sistemática de las reses que no eran necesarias como animales de tiro, las cuales eran presumiblemente sacrificadas para carne. Las vacas eran también seleccionadas, quizá por esterilidad o escasa producción de leche o por otros defectos.

La curva de mortalidad entre las ovejas indica un cinco por ciento de muerte natural a poco del nacimiento y entre un 16 y un 26 por ciento de matanza selectiva de corderos no requeridos para el mantenimiento de un rebaño. Esta es la curva que uno esperaría si se apacentaba el rebaño preferentemente para la producción de lana y de leche, con la carne como producto secundario.

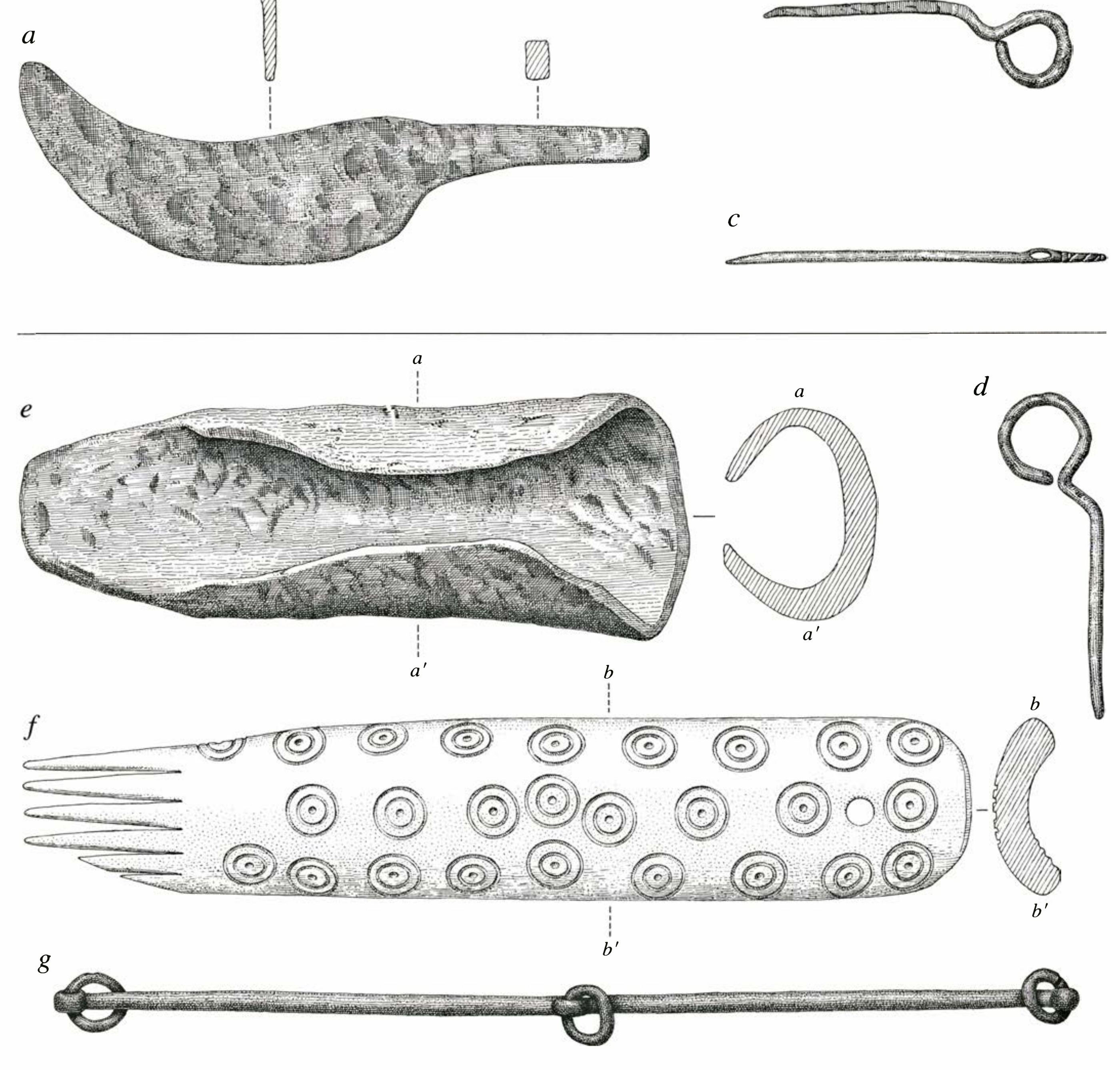
La curva de edad acreditada por los numerosos huesos de caballo sitúa a estos animales en una posición distinta a la de las demás especies domésticas de Gussage: ni los potros recién nacidos ni los de un año están representados. Este descubrimiento sólo permite una interpretación: no se practicaba la cría caballar. En lugar de ello, se debieron hacer rodeos periódicos de caballos salvajes, seleccionando del rebaño a los adultos de tres años para su doma. La mayor parte de los caballos de Gussage se ajustan a las variaciones de talla de la raza de la Edad del Bronce británica: desde algo menos de 10 palmos (110 centímetros) a 14 palmos (145 centímetros) en la cruz. (Un típico caballo de silla actual alcanza unos 17 palmos.)

Algunos de los habitantes de la aldea de Gussage deben haberse ocupado de industrias de "cabaña". Por ejemplo, cierto número de vasijas de la fase final tienen una base perforada, un detalle que sugiere que se usaban como coladores

de manteca en la fabricación de queso. Las manadas y rebaños de Gussage pueden haber suministrado un excedente de leche, superior a las necesidades domésticas, que podía con gran provecho convertirse en queso. Por ello parece justificada la suposición de que el queso era una industria de Gussage. Otro ejemplo entre los artefactos de Gussage lo ofrecen los peines de hueso, que han de interpretarse como instrumentos para desollar. Quizás el diezmado regular de los rebaños y manadas proporcionaba la materia prima para una industria de pieles. Por último, los tejidos como industria de cabaña están atestiguados por la presencia de peines de hueso para tejer y de numerosas pesas de telar y fusayolas.

Los restos de esqueletos humanos exhumados en Gussage representan como mínimo a 53 seres humanos, 15 adultos y 38 niños. Sólo un esqueleto apareció en un contexto de la primera fase: se trataba de un niño enterrado en una fosa excavada al efecto. La mayor parte de los restos humanos que representan a 14 adultos y a 31 niños, apareció en ambientes de la tercera fase. Todos ellos habían sido enterrados como al azar, en agujeros y zanjas de desperdicios con pocas o ninguna señal de un entierro en forma, como lo serían una postura uniforme, una orientación del cuerpo constante o la presencia de ajuar funerario.

Es posible que existiesen verdaderos cementerios fuera de los límites del poblado, pero no se ha localizado ninguno hasta ahora. Fragmentos de huesos hu-



LOS ARTEFACTOS CELTICOS encontrados en los basureros de Gussage incluyen un cuchillo de hierro *(a)*, un alfiler de hierro de cabeza redonda *(b)* y una aguja de bronce decorada por encima del ojo *(c)*, todo ello perteneciente a la primera fase de asentamiento. Otro alfiler de cabeza redonda, esta vez hecho en bronce *(d)*, una punta de hierro para la reja de un arado *(e)*, un peine de hueso para tejer *(f)* y la barra de una balanza de bronce *(g)* son representantes de los artefactos que fueron hallados en los basureros de la segunda fase de población.

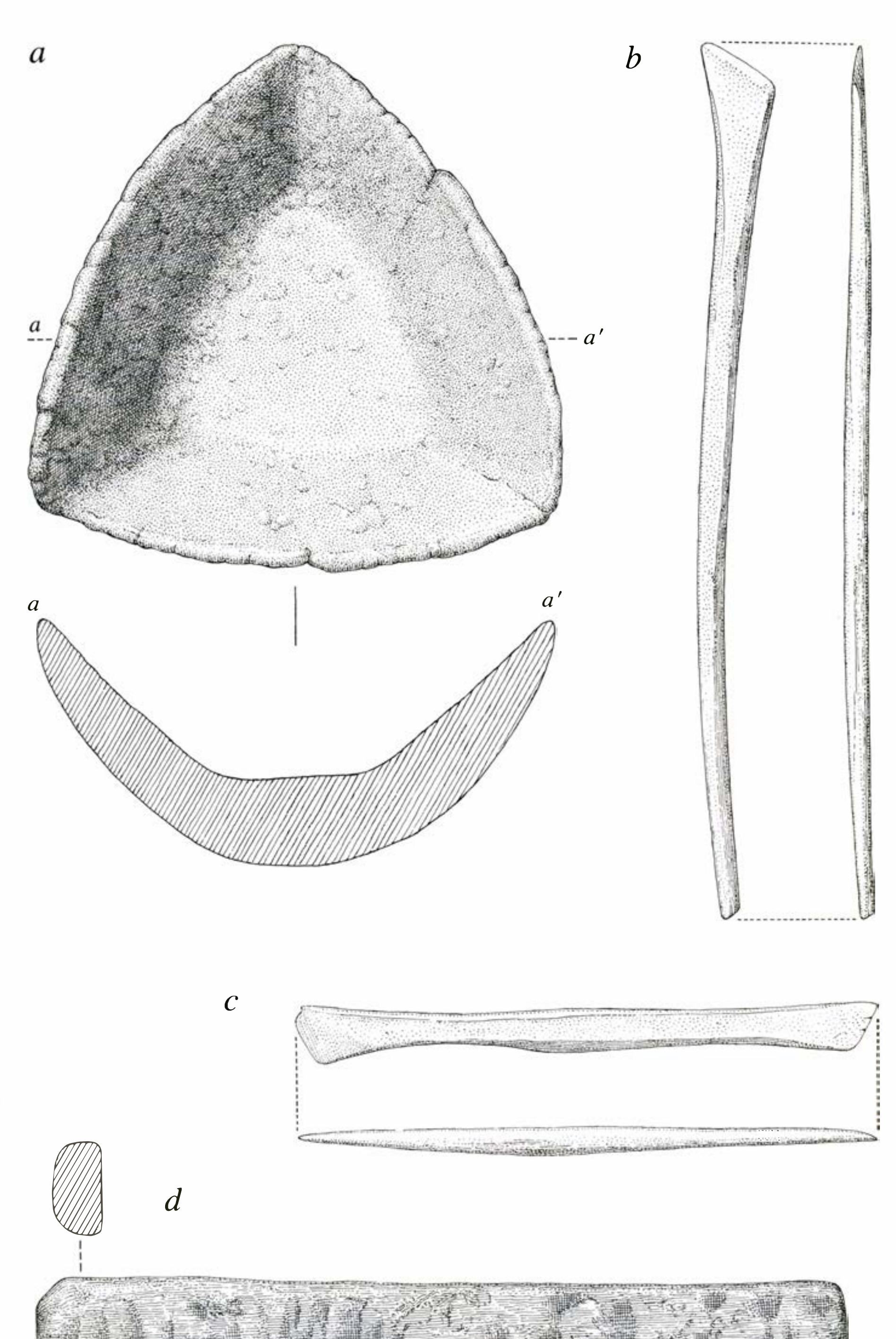
manos esparcidos son, sin embargo, relativamente numerosos, pertenecientes a la segunda fase del poblado, en la que un adulto y seis niños fueron sepultados al azar. Ello apunta a la posibilidad de que estuviera en uso alguna práctica funeraria, tal como la exposición preliminar del cuerpo, y que los huesos descarnados fuesen más tarde eliminados sin ceremonias.

Carole Keepax, del Ancient Monuments Laboratory, ha analizado los restos humanos de Gussage y descubierto una elevada frecuencia de una enfermedad ósea degenerativa (osteoartritis), así como una proporción sumamente alta de caries dentales. El predominio de las caries puede deberse a algún factor alimentario todavía no identificado.

El número de fracturas curadas es también bastante alto. Especial interés encierra el esqueleto de un robusto joven encontrado en la parte alta del pozo número 285, de la fase final de Gussage. El cráneo y los huesos del brazo izquierdo del joven muestran las señales de golpes dados con un instrumento cortante. Los golpes se recibieron inmediatamente antes de la muerte o acaso inmediatamente después. Las heridas son las propias de un combate cuerpo a cuerpo de modo que es probable que el joven celta muriese violentamente.

El más sorprendente de los descubrimientos aislados que se han producido en Gussage es el residuo de una fundición de bronce en un basurero de la segunda fase, el pozo número 209. El lugar del hallazgo fue pacientemente excavado por Karen Stanley y su contenido analizado por una autoridad en metalurgia céltica, Mansel G. Spratling, del British Museum. El broncista que se estableció en Gussage en algún momento durante el siglo segundo a.C. fabricó unos 50 juegos de guarniciones de bronce para arneses y carros de caballos, empleando para su fundición el procedimiento de la cera perdida. Spratling calcula que el fundidor utilizó, además de las cargas de carbón para su horno y de arcilla para sus moldes, unos diez litros de cera de abejas en el proceso de fundir y modelar un total de 38 kilos de bronce.

Tal vez los bronces se hicieron sencillamente para intercambio o venta. Si en Gussage se hacían también carros y los caballos se enjaezaban para tirar de ellos, serían precisos la madera preparada y las piezas de hierro necesarias para la construcción de los vehículos, y haría falta asimismo cuero para los arneses. De este modo pudo ocurrir que la población de la aldea contase con individuos capaces de organizar los dispositivos que debían respaldar tal operación.



RESTOS DE UNA FUNDICION DE BRONCE, todos ellos encontrados en la excavación del pozo número 209; incluían un crisol de arcilla *(a)*, **instrumentos de hueso para modelar réplicas de cera** *(b, c)* **y un lingote de bronce con aleación de estaño, que estaba cortado por un extremo** *(d)*.

Ni del taller ni de las piezas fundidas por el artesano se encontró la menor huella. El lugar de trabajo, sin embargo, debe haber estado próximo al pozo número 209, pues los restos de la fundición no tienen señales de haber estado expuestos a la intemperie; se arrojaron evidentemente al basurero a poco de ser desechados. Los residuos acumulados pesaban más de 200 kilos y alcanzaban un volumen de unos tres metros cúbicos. Su mayor componente consiste en fragmentos de moldes de revestimiento, en número de varios miles.

En la fundición por cera perdida cada modelo de cera cuidadosamente modelado se reviste de un molde de arcilla que rodea al modelo por completo, a excepción del orificio por donde se introduce el metal líquido. La envoltura de arcilla se somete luego a cocción. La cera se derrite y se evapora, y el interior del molde

conserva en negativo la impronta exacta del modelo de cera que ha desaparecido. Después se derrama en el molde el bronce derretido y se deja enfriar; tras lo cual, el molde se rompe para liberar al vaciado ya frío. Estos trozos de molde eran lo que se tiraba al vertedero. Su posición estratigráfica indican que el broncista se había limitado a hacer de una vez varios duplicados de un bronce particular. Se deshacía entonces de los moldes rotos y pasaba a duplicar otra clase de guarnición.

Las tres guarniciones principales que se fundían en Gussage eran chatones de carro (clavijas ornamentadas que se introducían en orificios abiertos en los extremos del eje de un carro para mantener fijas las ruedas), cuatro clases de anillos de arneses diferentes, conocidos técnicamente como pasarriendas, y bocados de brida en forma de tres eslabones entrelazados. Cada bocado terminado requería dos fundiciones consecutivas. Primero, los eslabones laterales se fundían por separado y después combinados con un modelo de cera del eslabón central e introducidos en un segundo molde. Una vez cocida esta combinación para eliminar la cera, se fundía el eslabón central en su sitio, alrededor de los dos eslabones laterales.

Además de los moldes rotos, el pozo número 209 contenía escoria, trozos de matriz de horno, muchos fragmentos de toberas de arcilla, varias herramientas de metalúrgico, de hierro y hueso, pellas de arcilla para moldes sin usar, y un solo lingote, sin usar también, de bronce de estaño con un peso de casi exactamente un décimo de la libra céltica "pesada" (638 gramos). En conjunto, los restos metalúrgicos de Gussage no tienen rival en la Europa pre- o protohistórica por su cantidad, variedad y estado de conservación.

El análisis de los fragmentos de moldes demuestra que el metalúrgico también hacía pasadores de botón, pasadores de argolla y nexos de correas. De las cuatro clases diferentes de pasarriendas, una de ellas venía producida por lo menos en 11 variantes distintas. De los cincuenta y tantos juegos de bronces, los juegos de ornamentación sencilla superan a los juegos más elaborados en una proporción aproximada de 20 a uno. Este acento en la simplicidad contrasta vivamente con el concepto usual de los complicados arneses de caballos celtas, que se ha ido formando a lo largo de los años a base de hallazgos casuales.

A juzgar por los hallazgos verificados en otros yacimientos célticos, el rodeo periódico de caballos salvajes, que está indicado por la curva de edad de los restos de caballos de Gussage, parece haber sido una práctica general en la Inglaterra céltica. Es probable que esta práctica requiriese el esfuerzo conjunto de varios poblados. Merced a ello pudo haberse fomentado el intercambio comercial y social entre tribus vecinas. Otro elemento de la realidad zoológica apunta de un modo similar al intercambio comercial. Las vacas sin cuernos son consideradas como fruto de una mutación dominante en manadas domésticas con cuernos: las crías de los no astados carecerían también de cuernos. En Gussage y en otros lugares del territorio de los durótrigos, los cráneos de ganado sin cuernos se encuentran junto con los de otro que los tiene. Si el primero es verdaderamente de descendencia por mutación, su aparición en medio de ganado con cuernos constituye un claro indicio de la costumbre de intercambiar ganado.

Una prueba más concreta de comercio la constituyen los molinos de piedra para el grano. Estos no se hacían en Gussage, sino que se obtenían de centros de manufactura de piedra situados por lo menos a doce kilómetros de distancia. En la misma línea cabe apuntar que la cerámica hecha a mano de los primeros poblados de Gussage estaba fabricada a base de barros locales, bien por residentes en la aldea, bien por especialistas



MOLDES ROTOS empleados para la fundición a la cera perdida de bronces para caballos y carros durante la segunda fase de Gussage; conservan las improntas en negativo de las réplicas de cera que se evaporaron. Arriba se encuentra el molde del eslabón lateral de un bocado de tres eslabones. Debajo, a la izquierda, otro fragmento de molde de un eslabón lateral con un molinete de adorno; finalmente, abajo, más a la derecha, se recoge un trisquel decorativo para la clavija de un carro.

ambulantes que trabajaban con materiales locales. En cambio, las cerámicas modeladas a torno de la fase final de Gussage procedían de centros de producción especializada, situados en otros lugares del sur de Inglaterra.

No es difícil imaginar a los fabricantes de molinos y a los ceramistas profesionales que podían prosperar en la Inglaterra del sur haciendo comercio de sus productos en poblados como Gussage. Las aldeas célticas podían haber ofrecido a cambio no sólo lana en bruto, miel, cera, ganado y grano, sino también queso, pieles curtidas e incluso, en Gussage, objetos de metal. En el supuesto de que este remanente estuviese disponible en Gussage para el comercio, pudiera sorprender que nuestra excavación no haya sacado a luz artículos de mayor representatividad o prestigio: espadas, puntas de lanza, escudos, cascos, vasijas de metales preciosos o alguna muestra de la famosa orfebrería céltica. Hay que recordar, sin embargo, que los niveles de ocupación de Gussage, particularmente los niveles más tardíos, han estado sometidos a siglos de erosión por el arado.

En todo caso, sería imprudente atribuir al poblado de Gussage una posición baja en la sociedad céltica de su época, aun cuando nunca hubieran existido en él artículos de prestigio. Considérense la recia puerta de madera de la aldea, con sus terraplenes de flanqueo, los bien abastecidos graneros de los habitantes, sus manadas, rebaños y caballos bien domados; sus tejedores, metalúrgicos y otros artesanos.. Aun en sociedades complejas no hay una correlación fija entre posición social y artículos de prestigio. La sociedad céltica, en la medida en que se la puede reconstruir, hacía gala de rasgos de carácter tan contrarios como la franqueza y la vanidad personal, la bravura y la fanfarronería, el buen humor y el mal genio, la francachela y la afición a la poesía épica. En un medio así, la posición social no dependía tanto de las propiedades de un hombre como de su ejemplo personal y de sus contribuciones a su comunidad cargada de tradición. Tales atributos, naturalmente, es raro que se manifiesten en los registros arqueológicos. Con todo, no es difícil imaginar que los reclutas de Gussage ocuparan un puesto de honor en las filas cuando se reunía el ejército de los durótrigos y que entre ellos pudieran verse caballos para carros de guerra. Incluso el joven de Gussage que sufrió una muerte violenta pudo haber caído en defensa de un modo de vida céltico que se hallaba en trance de desaparición en Inglaterra.

Juegos matemáticos

En California, el Dr. Matrix aplica al estudio de los terremotos las sacudidas del "rock punk"

Martin Gardner

"Los únicos componentes de mi emoción eran júbilo y admiración. Júbilo por la vitalidad que cobraba una idea abstracta, la expresión verbal 'terremoto', al traducirla a realidad sensible, verificable directamente; admiración por la forma en que la frágil casita de madera conseguía seguir de una pieza a pesar de las tremendas sacudidas. No sentía ni pizca de miedo; todo era pura delectación y bienvenida.

"¡Fuerte! estuve a punto de gritar, *¡más fuerte* aún!".

–WILLIAM JAMES, en la Universidad de Stanford, a las 5h 30 m de la madrugada del 18 de abril de 1906, con ocasión del terremoto de San Francisco.

"Vulgarmente hablando", escribe Garret Hardin, profesor de ecología humana de la Universidad de California en Santa Bárbara, "tanta falta nos hace un sistema de predicción de terremotos como de perforarnos agujeros en la cabeza".

Esta cita está tomada de un ensayo de Hardin titulado "Earthquakes: Prediction More Devastating than Events" (Terremotos: Devastaría más la predicción que el seísmo), reimpreso en su espléndida colección de artículos *Stalking the Wild Taboo* (William Kaufmann, 1973). Hardin sostiene que si los especialistas de geofísica consiguieran predecir los terremotos con suficiente precisión, las tensiones sociales que tal predicción provocaría serían más temibles y causarían más daño que los seísmos.

Por una de esas curiosas coincidencias acababa yo de leer el ensayo de Hardin cuando me llegó una carta de un viejo amigo y entusiasta de la magia, Persi Diaconis, que actualmente trabaja como estadístico en la Universidad de Stanford. Persi me comunicaba que un individuo llamado Dr. Punk Rockwell había alquilado un pequeño edificio de oficinas en El Camino Real, entre Redwood City y Menlo Park. El edificio en cuestión se encontraba a unos 40 kilómetros al sur del corazón de San Francisco y a unos cuantos minutos por carretera desde Stanford. El Dr. Rockwell era jefe de la Compañía Punk de Predicción Sismológica (PRESISMOPUNK), que afirmaba disponer de un método infalible y totalmente nuevo de predicción de terremotos.

Persi explicaba que, durante los últimos meses, Rockwell y una ayudante, llamada Punky Anderson, habían estado dedicándose a vender sus servicios a granjeros y residentes de toda la costa californiana, desde Eureka hasta San Diego. El Dr. Rockwell aseguraba que ciertas tensiones mecánicas que se han ido formando durante las últimas décadas a lo largo de los 1000 kilómetros de la falla de San Andrés –y en particular las provocadas por la reciente elevación de la zona que rodea Palmdale– se liberarían repentinamente a últimos de diciembre de 1977. Por la modesta suma de 1000 dólares, el Dr. Rockwell estaría dispuesto a revelar a quien estuviere interesado el momento preciso y la intensidad del terremoto, en cualquier punto situado a menos de 35 kilómetros de la falla. A juzgar por la breve descripción que Persi daba, el método de predicción de Rockwell era tan estrafalario y ridículo que supuse en principio que Persi me estaba tomando el pelo. Pero más adelante llegó la revelación final que hizo que todo resultase verosímil. "El Dr. Rockwell", añadía Persi, "es un caballero alto y entrado en años, de gran nariz aquilina y ojos verdes rutilantes. Su ayudante tiene inconfundible aspecto oriental. Evidentemente, tal pareja no es sino la formada por el notorio numerólogo Dr. Irving Matrix y su hija, la euroasiática Iva".

Siempre que El Dr. Matrix y su hija emergen con una nueva artimaña, abandono mis ocupaciones y les hago una visita. La experiencia de ocasiones anteriores me ha enseñado que a esta pareja no conviene notificarle mi visita con antelación. Aunque en oportunidades anteriores he demostrado merecer su confianza, ¿cómo podrían estar completamente seguros de que no revelaré su identidad a la policía local? Por este motivo, he comprobado que lo mejor es tomarlos por sorpresa.

Alquilé un coche en el aeropuerto internacional de San Francisco, y me dirigí hacia el sur por la Bayshore Freeway. Persi se ofreció para alojarme unos cuantos días en su casa, cercana a Stanford. Era una espléndida y fría noche de noviembre, y la luna, casi llena, se alzaba a mi izquierda sobre las ominosas aguas de la bahía de San Francisco.

Persi y yo velamos hasta muy tarde esa noche, analizando nuevas variantes de las barajaduras de Zarrow y de la expansión de Ascanio, y criticando y discutiendo trabajos de Persi todavía impublicados sobre las probabilidades de comprobar la PES (percepción extrasensorial) mediante cartas de la baraja. A la mañana siguiente fuimos en coche hasta las cercanas oficinas de la Compañía PRESISMOPUNK. Al tocar el llamador, se oyó tras la puerta como un redoble de tambores amortiguado.

Como siempre, Iva mostró gran sorpresa al abrir la puerta. Después exhibió una de sus seductoras sonrisas de oriental y nos besamos en la mejilla antes de presentarle a Persi.

Sin duda mi aspecto era de mayor sorpresa aún que el de Iva. Ella calzaba los más sucios pantalones vaqueros que yo haya tenido ocasión de ver en mi vida. La bragueta, semiabierta, se sujetaba con un imperdible de gran tamaño. Un largo desgarrón de la pernera dejaba al descubierto 25 centímetros de muslo desnudo. Su camisola amarilla, hecha jirones, estaba salpicada de esvásticas negras, y sus faldones, flojamente anudados por encima del ombligo, con la cintura al aire. Llevaba el cabello teñido de verde pálido, desaliñadamente caído sobre los hombros. De cada lóbulo de las orejas colgaba un imperdible dorado. Yo conocía, por haber leído al respecto, la existencia de la nueva moda "punk" que está expandiéndose desde Londres hasta la subcultura californiana, pero el espécimen que tenía ante mí era todavía más "punk" de lo que había podido imaginar.

"El Dr. Rockwell se encuentra en una conferencia del Instituto de Investigación de Stanford", dijo Iva, "pero llegará antes de una hora". Varios sismólogos del Centro de Investigaciones Sísmicas de Menlo Park y un alto funcionario del Departamento de Defensa asistían a la conferencia. Iva dejó caer que no eran pequeñas las posibilidades de que el Instituto de Investigaciones de Stanford recibiese una sustanciosa subvención gubernamental para investigación con las técnicas del Dr. Rockwell

Iva nos condujo hasta un pequeño laboratorio. En sus paredes se alineaban cientos de tarros de cristal conteniendo, en mi opinión, al menos un millón de cucarachas. Persi y yo escuchamos sin poder reprimir del todo una sonrisa socarrona mientras Iva nos explicaba con toda seriedad el funcionamiento del método de Rockwell.

Según nos dijo, el descubrimiento inicial fue realizado por el Dr. Helmut Schmidt. Asentí con la cabeza. Conozco bien el trabajo de Schmidt. Schmidt es doctor en física y director del laboratorio de parapsicología del Dr. J. B. Rhine en Durham, N. C. Recordé entonces que, hace unos siete años, Schmidt había anunciado que las cucarachas parecían tener la capacidad psicocinética (PK) de inducir a un dispositivo aleatorio a efectuar sobre ellas más descargas eléctricas de las que se producirían por puro azar. No obstante, Schmidt reconoce que siente gran aversión hacia las cucarachas. Como puede presumirse que las descargas eléctricas no les resulten agradables a las cucarachas, Schmidt y colaboradores sospechan que él era el verdadero agente psicocinético. La opinión más aceptada es que probablemente las cucarachas posean algún tipo de capacidad psicocinética, pero que tal capacidad queda completamente encubierta por la influencia psicocinética inconsciente y mucho más intensa irradiada por experimentadores que detestan las cucarachas. (Véase el artículo de Schmidt "PK Experiments with Animals as Subjects", en *Journal of Parapsichology,* vol. 34, 1970, así como artículos de Schmidt y otros en números posteriores de la misma revista.)

Iva nos explicó que el Dr. Rockwell fue el primero en demostrar que, además de su capacidad psicocinética, las cucarachas tienen el don de la precognición. En su experimento, ya clásico, se utiliza una gran caja con portezuelas en caras opuestas, que conducen a comida. A intervalos regulares de una hora se abre una de las portezuelas, elegida al azar. La elección de puerta la realiza un computador mediante una cinta de dígitos binarios aleatorios grabada antes de comenzar el experimento. El objeto de grabar la cinta anticipadamente es, según explicó Iva, evitar que las cucarachas pudieran utilizar su capacidad psicocinética para influir en el proceso de elección aleatoria de la portezuela. Los insectos aprendieron rápidamente a adivinar cuál sería la portezuela que se abriría en la próxima ocasión. Varios minutos antes de abrirse la trampilla gran cantidad de insectos pululan en sus inmediaciones.



San Francisco, tras el terremoto de 1906

"¿Pero cómo pueden Uds. estar seguros de que las cucarachas no conocen los números de la cinta magnética por un don de clarividencia?", preguntó Persi.

"No es mala pregunta", contestó Iva sonriendo sin entusiasmo. Pero los posteriores experimentos de predicción sísmica efectuados por el Dr. Rockwell obligan a descartar la psicocinesis y la clarividencia. "Después de todo", dijo, "sería ridículo suponer que las cucarachas tienen poder psicocinético suficiente como para inducir un terremoto".

"Sin embargo, yo no lo descartaría por completo", comenté. "No olvidemos que los terremotos de importancia reducen a escombros las tiendas de comestibles y las cocinas de las casas, ofreciendo así a las cucarachas un renovado y fantástico suministro alimentario. Tal vez millones de ellas, actuando en sincronía telepática, pudieran concentrar energía psicocinética suficiente para desencadenar las tensiones internas de una falla geológica. Como todos sabemos, basta una pequeña perturbación para desencadenarlas."

Iva me miró largamente, con frialdad. "A ti sí que te irían bien unas cadenas", me dijo. Continuó explicándonos el sensacional descubrimiento que el Dr. Rockwell realizó el mes de enero del año pasado. Siguiendo los pasos de un parapsicólogo ruso que había realizado estudios secretos de precognición en insectos, el Dr. Rockwell observó que la capacidad precognoscitiva de las cucarachas podía ser muy aumentada por dos cosas: grandes dosis de vitamina B-1 y humo "punk".

Fortalecidas con la vitamina B-1 y mareadas con el "punk", las cucarachas se vuelven extremadamente sensibles a los futuros temblores de tierra. Observando cuidadosamente la agitación de estos animalitos mediante ingeniosos instrumentos ópticos se pueden obtener medidas precisas del momento en que tendrán lugar y de la intensidad de terremotos futuros. El tiempo que habrá de transcurrir hasta el próximo terremoto es función de la distancia media que recorren las cucarachas antes de cambiar de dirección. La intensidad del terremoto es función de la velocidad media de los insectos.

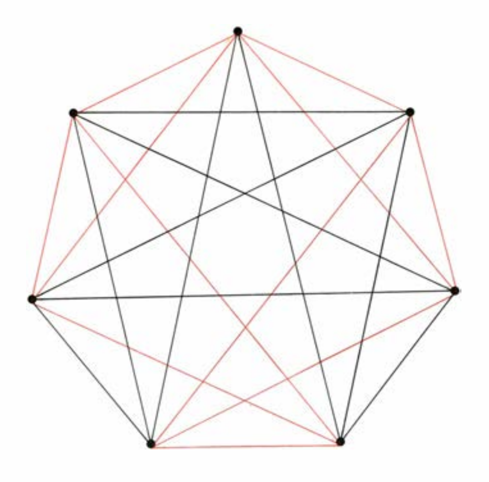
Iva nos dijo que el Dr. Wilhelm J. Levity, parapsicólogo americano recientemente emigrado a Rumania, ha sido quien ha reproducido con más éxito los experimentos "punk"– B-1 del Dr. Rockwell. Trabajando con cucarachas rumanas, el Dr. Levity pudo predecir con dos semanas de anticipación el día y la hora del terremoto que sacudió a Rumania el pasado mes de marzo, destruyendo casi completamente el centro de Bucarest y causando la muerte de centenares de personas.

"Entonces, ¿cómo no es uno de los héroes de Rumania?", preguntó Persi. "¿Cómo es que nadie ha oído hablar de él?"

"El gobierno de Rumania ha implantado la más estricta censura sobre el trabajo de Levity", respondió Iva. "Actualmente no sabemos siquiera si está vivo o muerto."

"¿Y qué predicción dan vuestras cucarachas sobre el próximo terremoto de California?", pregunté yo.

"Sabemos el día y la hora exacta", dijo Iva, "pero reservamos esta informa-



Solución del grafo de Ramsey propuesto el mes pasado

ción para nuestros clientes de pago solamente. No obstante, puede decirse que tendrá lugar antes de terminar diciembre, y que en ciertas partes de la falla de San Andrés el corrimiento horizontal será de metro y medio a dos metros. Pero aquí llega el Dr. Rockwell".

Oímos unos pasos rápidos acercándose al laboratorio, y en seguida llegó el Dr. Matrix. Llevaba unos pantalones muy ceñidos que parecían confeccionados con material plástico para bolsas de basura. Un drácula sonriente ocupaba el pecho de su sucia camiseta. El Dr. Matrix se había teñido el pelo de un brillante color rosado. En la frente, un gran esparadrapo parecía cubrir una herida reciente.

"Vaya, otra vez usted", dijo el Dr. Matrix mirándome por encima de sus medias gafas con sus ojos color esmeralda, que brillaban con cierta hostilidad. Se volvió hacia Persi. "El Dr. Diaconis, supongo."

"¿Cómo lo ha sabido Ud.?", dijo Persi.

"Estuve la semana pasada en la conferencia que Ud. pronunció en Stanford sobre la teoría probabilística del póker. Y además tengo un amigo –que es 'croupier' en Lago Tahoe– que afirma que ocupa Ud. el segundo lugar entre los mejores talladores al oeste del río Mississippi."

"¿Y quién ocupa el primero?, preguntó Persi, con una sonrisa.

"Yo", replicó el Dr. Matrix.

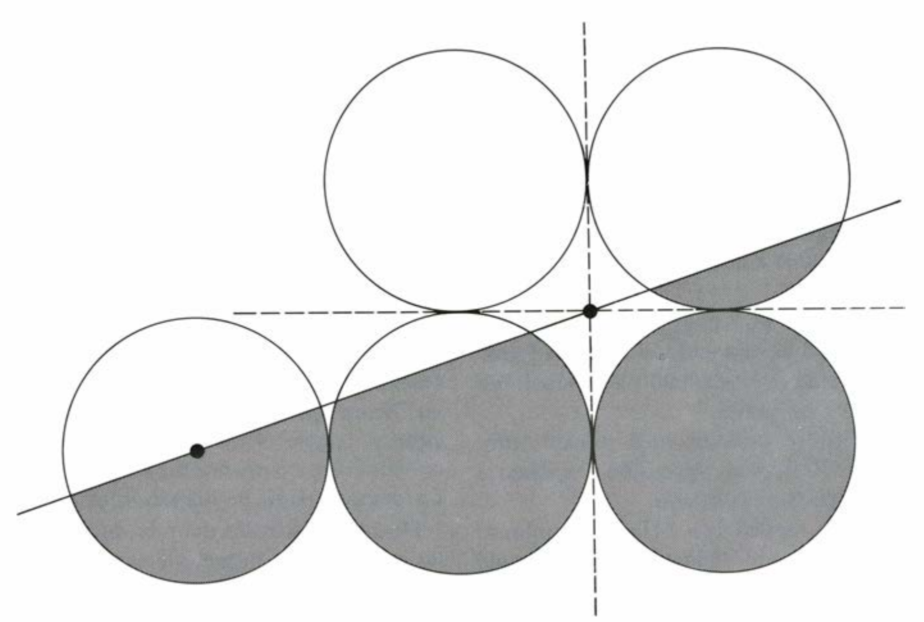
Iva se disculpó y salió. Nosotros seguimos al Dr. Matrix hasta su despacho, situado al fondo del edificio, donde nos acomodamos y conversamos por más de una hora. A un lado de su mesa se encontraba una bandera confederada. Desde la pared de atrás nos sonreía un gran retrato del Presidente Fillmore.

"Sin duda se preguntan Uds. qué relación existe entre nuestro atuendo 'punk' y los terremotos. No se trata solamente de que la moda 'punk' eleve el nivel 'psi' de consciencia de las cucarachas. El movimiento 'punk' constituye una renovadora protesta contra la tremenda injusticia de la vida. Este mundo es punk, punk, punk, punk. ¿Puede concebirse mejor símbolo de la crueldad de la naturaleza que un monstruoso terremoto que repentinamente extingue decenas de miles de vidas? Desdichadamente, el terremoto de California del mes próximo será relativamente suave".

"De acuerdo con *The Jupiter Effect* (El efecto Júpiter), de John Gribbin y Stephen Plagemann", dije yo, "Los Angeles quedará completamente arrasada por un terremoto en 1982."

"Pura estupidez", bufó el Dr. Matrix. "Gribbin y Plagemann opinan que el terremoto será indirectamente provocado por la atracción gravitatoria de Júpiter, reforzada por la de todos los demás planetas, que en 1982 estarán todos alineados a un mismo lado del Sol. Se supone que la fuerza atractiva de Júpiter modificará las manchas solares, las cuales perturbarán a su vez la composición de la atmósfera terrestre, lo que desencadenará el terremoto. ¿Se han fijado Uds. en que el libro de Gribbin y Plagemann no presenta ningún diagrama que muestre las posiciones relativas de los planetas? Y el motivo es que no estarán verdaderamente alineados. Sí, es verdad que se encontrarán todos al mismo lado del Sol –en esto sí tienen razón–, pero su dispersión respecto de la línea recta sería tan grande que un simple dibujo haría polvo su tesis. Además, apenas hay pruebas de que los planetas puedan influir en las manchas solares, y no hay ninguna prueba de que las manchas solares puedan alterar lo suficiente la atmósfera terrestre como para perturbar la falla de San Andrés. El libro de Gribbin y Plagemann es pura basura. De acuerdo con las predicciones de nuestras cucarachas, la ciudad de Los Angeles no será arrasada por un terremoto hasta el año 1987, que es número primo, en que sufrirá un seísmo de gran intensidad."

El número 1987, hizo observar el Dr. Matrix, es un número primo muy notable. Si se estudian los números primos cuyos dígitos sean positivos y consecutivamente descendentes de forma cíclica, resulta que 1987 es el primero después de 43, y el último antes de 76.543, que es el máximo número conocido de esta categoría. Incluyendo el dígito 0, se tienen además 109 y 10.987. Los números primos de dígitos consecutivamente ascendentes de forma cíclica son un poco más abundantes. Se conocen diecinueve, serie que comienza en 23, contiene en-



Solución perfeccionada de un problema de bisección

tre otros los números 23.456.789 y 1.234.567.891, y termina por ahora en el fabuloso 1.234.567.891.234.567.891.234.567.891.234.567.891 que fue descubierto en 1972 por Raphael Finkstein y Judy Leybourn, de la Bowling Green State University. ¿Podrá demostrar el lector que no existen números primos de dígitos consecutivamente decrecientes, incluido el 0 o no, que comiencen por 9?

El Dr. Matrix abrió un cajón de su escritorio y sacó un librito de cubierta de papel, que lanzó sobre el tablero. Persi y yo torcimos el cuello para poder leer su título: *Alphabetic Number Tables, 0-1000* (Tablas de números por orden alfabético, de 0 hasta 1000). Su prefacio comienza así: "Nos causa gran placer, no exento de profunda emoción, hacer por fin públicas estas tablas alfabéticas de los enteros naturales, ordenados lexicográficamente (en inglés), y por su escritura romana". El librito salió publicado por el Instituto de Tecnología de Massachusetts, el 1 de abril de 1972.

"Efectué ambas recopilaciones a petición de unos amigos del M.I.T.", dijo el Dr. Matrix. "Pueden quedarse la monografía si lo desean. Ya escasea mucho. Se la doy porque sugiere algunos problemas interesantes."

Volví a abrir mi cuaderno de notas y saqué un lápiz.

"La lista, alfabéticamente ordenada, de las expresiones nominales de los enteros de 0 a 1000 comienza en catorce, cero, cien, cientocatorce, cientocinco, cientocincuenta, cientocincuenta y cinco, etcétera. El último número de la lista es, evidentemente, el uno. ¿Cuántos de sus lectores sabrían decir el milésimo número, o sea, el penúltimo número de la lista?"

"Un problema precioso", contesté mientras garrapateaba un apunte.

Con el dorso de la mano, el Dr. Matrix apartó una gran cucaracha que se arrastraba por la mesa. "Puede plantearse una pregunta parecida para los numerales romanos", continuó diciéndonos. "Ahora los dígitos mismos son letras. La sucesión comienza por C, CC, CCC, CCCI, CCCII, etcétera. Los romanos no utilizaban el cero, así que en este caso el último número ocupa el lugar 1000. ¿Podrán sus lectores decir de qué número se trata?"

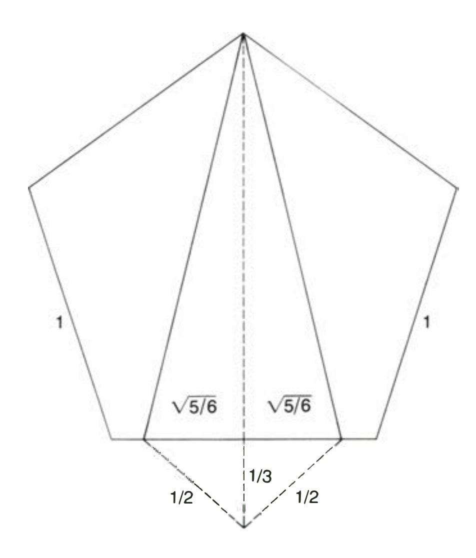
El Dr. Matrix esperó a que yo terminase de escribir, y después continuó diciendo: "La expresión literal de los números sugiere también curiosos problemas. Por ejemplo, tomemos las iniciales de los dígitos de 0 a 9. ¿Cuál es la palabra castellana más larga que puede formarse con estas letras? No es preciso usarlas todas, y si se desea, cada letra puede repetirse tantas veces como sea necesario. Yo conozco la palabra 'costosos'. Sin duda sus lectores serán capaces de encontrar otras más largas. Otra bonita pregunta: ¿cuál es el mínimo número cuyo nombre castellano contiene todas las vocales y la 'y' griega?" "¿Y si se exceptúa la 'y'?"

"Formidable", le dije. "¿Algún otro?"

"Los problemas numerológicos son tan infinitos como los números primos", contestó el Dr. Matrix. "Pero les propondré solamente otro más, que me ha enviado uno de mis amigos, Joe Wagner, de New Wilmington, Pennsylvania."

El Dr. Matrix tomó mi cuaderno de notas y apuntó en él la siguiente sucesión: 10^3, 10^9, 10^{27}, 10^2, 10^0,...

El problema, nos explicó, consiste en hallar el exponente de 10 que dará el próximo número. La expresión nominal *in-*



Trisección de la superficie del pentágono

glesa de los números anteriores permite obtener la ley de su formación.

"Me encantan esos dados que tiene Vd. sobre la mesa", dijo Persi, señalando tres cubos de buen tamaño colocados en una bandeja, sobre un calendario de sobremesa. Cada cara de los cubos tenía grabada una letra minúscula. Los cubos estaban alineados de forma que las caras que miraban hacia el Dr. Matrix formaban la sílaba "nov".

"Recuerdo ahora", dijo Persi, "que en uno de sus artículos Martin preguntaba cómo situar dígitos en las 12 caras de dos cubos de forma que adosándolos convenientemente dieran cualquier día del mes" (véanse los "Mathematical Games", de *Scientific American,* abril y mayo de 1969). "¿De verdad es posible redisponer estos tres cubos de forma que den las tres primeras letras de todos los meses del año?".

El Dr. Matrix contestó alargando sus 10 huesudos dedos y, manipulando rápidamente los cubos, fue presentando sucesivamente las abreviaturas usuales de los 12 meses del año. El problema de distribuir las letras minúsculas necesarias en tres cubos, poniendo solamente una letra en cada cara de forma que se obtenga una solución del problema anterior, no es nada fácil. Más tarde tuve conocimiento de que un amigo holandés del Dr. Matrix, W. Bol de Geldrop, había resuelto el problema y le había enviado la solución en 1971. El próximo mes, cuando resuelva las demás cuestiones, mostraré cómo se consigue hacerlo.

El Dr. Matrix consultó un reloj en forma de ratón Mickey que llevaba colgado de una larga cadena de perro, sujeta con un imperdible a un hombro de su camiseta. "Ya es casi la una y media", dijo, y apretó un botón en el costado de su mesa. El aire de la habitación fue violenta e instantáneamente sacudido por la voz de Johnny Rotten, el famoso cantante de rock "punk", ladrando la letra de su último disco de éxito apoyado por el monótono graznido del compás de tres acordes producido por su banda, los Sex Pistols. Iva se presentó en la puerta.

"Mi querida Punky, ¿dónde podríamos ir todos a comer?", preguntó el Dr. Matrix.

"Hay un sitio nuevo en El Camino", contestó Iva, "llamado El Elefante Punk. La comida es estupenda, y además sirven cócteles 'no-punk'."

"¿Tendré que oír rock punk?", preguntó Persi con aprensión, tapándose los oídos con las manos.

"No", replicó Iva. "Hay un conjunto de chicas 'punk' llamado Las Palmsdale Bulges, pero no comienzan hasta las 9 de la tarde.

Iva se fue un momento y regresó con dos largos abrigos de cuero negro. Le dio uno al Dr. Matrix, que se había adelantado hacia ella. Y entonces vimos algo asombroso.

Cada uno de ellos sostuvo un abrigo frente al otro, y actuando al unísono lo soltaron con la mano izquierda y metieron el brazo izquierdo por la manga izquierda del abrigo que tenían delante. Todavía situados uno frente al otro y moviéndose con perfecta sincronía, cada uno de los dos pasó su brazo izquierdo alrededor del costado derecho del otro, sujetando el abrigo por el cuello con la mano izquierda, mientras lo hacían pasar tras el hombro izquierdo del contrario con la mano derecha. Cada uno soltó entonces su mano derecha, pasando el abrigo alrededor de la espalda del otro con la mano izquierda, y a continuación cada uno de ellos metió el brazo derecho en la manga derecha de su abrigo. Cada uno de ellos tenía puesto su propio abrigo, y permanecían todavía uno frente al otro. El ritual se ejecutó tan rápidamente que antes de que Persi o yo pudiéramos darnos cuenta de cómo lo habían hecho ya estaba terminado. Más tarde, Iva me dijo, al ayudarme a escribir las anteriores instrucciones, que se trata de una vieja rutina de vodevil japonés.

En cuanto franqueamos la entrada al laboratorio husmeé el aire ambiente: "Huele a punk", comenté.

"Shhh", me contestó Iva. "Si no lo dices tal vez nadie se dará cuenta".

El problema de teoría de grafos de Ramsey propuesto el mes pasado consistía en bicolorear el grafo completo de siete puntos de modo que no aparecieran triángulos negros y no se formaran más de cuatro triángulos de color. Se da una solución (en la que debe observarse la simetría del coloreado) en la página 118.

Mi artículo del mes de septiembre se refería al problema de división de una figura en dos o más partes iguales. He recibido al respecto buena cantidad de cartas, que deseo comentar sucintamente. En la solución que di en octubre al problema de bisecar el área total de cinco circulos era necesario construir un sexto círculo. Los primeros en enviarme la sencilla construcción de la figura de la página 119 fueron Ismor Fischer, John Graves, George K. Holland, Warren Lane, Barry M. Peterson, Robert Windschilt y Louise N. Worrell. Esta nueva construcción no precisa del sexto círculo. La demostración de bisección es obvia.

Dije en el artículo del mes de octubre no conocer ningún método sencillo para trisecar un pentágono con rectas que emanen de un vértice. Carl F. Von Mayenfeldt, de Vancouver, ha ideado el método de trisección expuesto en la ilustración de esta página. Supongamos en ella que los lados del pentágono sean de longitud 1.

Tras demostrar que se puede dividir la superficie de una figura cualquiera en cuatro partes iguales mediante dos rectas perpendiculares, hice una llamada de atención respecto de la dificultad de construir tal par de rectas para el triángulo de lados 3, 4 y 5. Von Mayenfeldt fue el primero en enviar la solución y demostrar, además, que es única. La misma construcción, que es demasiado complicada para poderla presentar aquí, fue posteriormente enviada por Windschilt y Cecil G. Phipps.

Aunque ninguno de los lectores pudo resolver totalmente el problema de determinar un algoritmo para dividir una figura de forma arbitaria en dos mitades congruentes (en los casos en que sea ello posible) muchos lectores hallaron procedimientos aplicables a muchas de tales cuestiones. Por ejemplo, a veces pueden hallarse las descomposiciones pedidas trazando la figura a dividir en una hoja de papel transparente, y usando despues el trazado así obtenido para superponerlo sobre la figura dada de diversas maneras: Abel Bomberault, Robert W. Davis, James R. Fienup, David Fleming, Allen J. Schwenk, Daniel Sleator, Laszlo M. Vesei y Marcel Vinokur fueron los primeros en enviarme sugerencias de este tipo.

A pesar de los muchos errores del texto cifrado que di el mes de octubre –que Edgar Allan Poe no pudo resolver– muchos lectores pudieron descifrarlo. Hasta ahora he recibido soluciones correctas de John Ambruz, James H. Andres (de 16 años de edad), Alvin R. Crook, Robert Hart, A. F. Milne, James Prescott, Roger Richards, Michael Sanford y John Sladek.

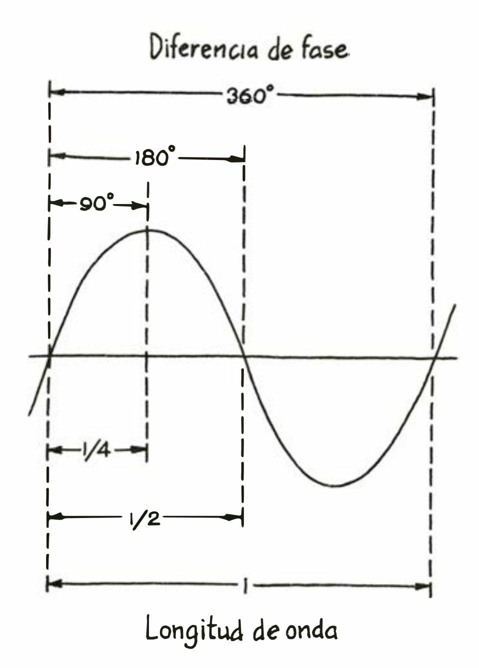
Taller y laboratorio

Estudio de la luz polarizada usando láminas de un cuarto y de media onda fabricadas por uno mismo

Jearl Walker

La luz que entra por sus ojos es una configuración ondulatoria de campos eléctricos y magnéticos que son perpendiculares a la dirección en que viaja la luz. La mayoría de las luces que usted ve no están polarizadas, es decir, los campos oscilan en todas las posibles direcciones perpendiculares a la dirección de la luz. Sin embargo, hay luces que están linealmente polarizadas, y así pues las oscilaciones de su campo eléctrico se producen a lo largo de un solo eje perpendicular a la dirección en que viajan. Por ejemplo, la luz que nos llega del sol no está polarizada mientras que la luz que refleja la superficie de una carretera puede estar polarizada (con su campo eléctrico oscilando principalmente en el plano horizontal).

Probablemente, el método moderno más conveniente para polarizar luz no polarizada procedente del sol o de cualquiera otra fuente luminosa sea con un filtro polarizador tipo Polaroid. Si una luz sin polarizar se hace pasar a través de dicho filtro, se convierte en luz linealmente polarizada. En otras palabras, del filtro emerge sólo la luz procedente de campos eléctricos que oscilen a lo largo de un eje único, perpendicular a la dirección del rayo de luz. Esta transmisión selectiva puede resultar provechosa. Si un automovilista quiere eliminar los reflejos del firme de la calzada, puede usar unas gafas de sol polarizadas, las cuales dejan pasar sólo la luz que procede de campos eléctricos que oscilan verticalmente y, por tanto, no deja pasar el destello producido por los rayos de luz procedente de campos eléctricos que oscilen con una mayor proporción en el plano horizontal.



Diferencias de fase

Los filtros polarizadores comunes están hechos estirando láminas de plástico de alcohol de polivinilo. Inicialmente, en las láminas las largas cadenas moleculares están orientadas al azar y no muestran preferencia alguna a polarizar una dirección u otra. Sin embargo, cuando las láminas se calientan y luego se estiran, las moléculas largas tienden a orientarse en dirección paralela a la del alargamiento. Al pasar una luz sin polarizar a través de una de estas láminas de moléculas orientadas, la parte de luz que proviene de las oscilaciones de un campo eléctrico que oscile a lo largo de un eje paralelo o coincidente con la orientación de las moléculas es absorbida por dichas cadenas moleculares. El campo eléctrico perpendicular a la longitud de las moléculas es el que no se absorbe. Por tanto, la luz que atraviesa la lámina es la provocada por un campo eléctrico que oscila a lo largo de un solo eje, es decir, luz linealmente polarizada. La lámina se llama dicroica debido a que su absorción es distinta según sea el sentido de polarización de la luz incidente. Dos filtros polarizadores, uno detrás de otro y orientados de igual manera, dejarán pasar la luz, mientras que si se orientan perpendicularmente uno respecto al otro, la bloquearán.

Otros materiales, como, por ejemplo, algunos cristales, refractan la luz en cualquier sentido de polarización, pero lo hacen con velocidad diferente. Tales materiales, llamados birrefringentes o doblemente refractantes, tienen dos ejes perpendiculares; la velocidad de la luz es mayor a lo largo de un eje que a lo largo del otro.

Supongamos que una luz linealmente polarizada incide sobre un material birrefringente de manera que el sentido de la polarización de la luz forme un ángulo con los ejes rápido y lento del material. La polarización de la luz que incide tiene dos componentes de interés, una componente paralela al eje rápido y otra paralela al eje lento. Inicialmente, estas dos componentes están en fase, es decir, las oscilaciones del campo eléctrico a lo largo de los dos ejes están exactamente acompasadas. Pero cuando la luz pasa a través del material birrefringente, la diferencia de velocidad de propagación de las dos componentes provoca que una componente se desfase respecto de la otra.

Por ejemplo, supongamos que el ancho del material es tal que la luz que emerge paralela al eje lento se retrasa respecto a la luz que emerge paralela al eje rápido un cuarto de longitud de onda, o bien 90 grados (dado que una longitud de onda se completa a lo largo de un ciclo de 360 grados). Entonces, la diferencia de fase entre las dos componentes de la salida se dice que es de un cuarto de longitud de onda, esto es, de 90 grados, ya que asume a las dos componentes de la luz que estaban en fase y las separa o aleja de la fase en 90 grados. La luz que emerge no está ya linealmente polarizada a causa de esta diferencia de fase.

La combinación de las dos componentes, que emergen con una diferencia de fase entre ellas de 90 grados, es una luz elípticamente polarizada en la cual el sentido de polarización (el eje a lo largo del cual oscila el campo eléctrico neto) gira constantemente alrededor del eje de propagación de la luz. El lector puede imaginarse qué ocurre si la punta de la flecha que representa el sentido de la polarización dibujara una elipse alrededor del eje de propagación. Si los dos componentes que emergen tienen la misma amplitud (si la máxima intensidad de campo eléctrico a lo largo del eje rápido es igual a la máxima intensidad de campo eléctrico a lo largo del eje lento), la punta dibuja un círculo y la luz que emerge es una luz circularmente polarizada. Se obtiene este resultado cuando el sentido de polarización de la luz incidente forma un ángulo de 45 grados con los ejes rápido y lento del material birrefringente.

El material también podría tener un

Polarización inicial

45°

Eje lento

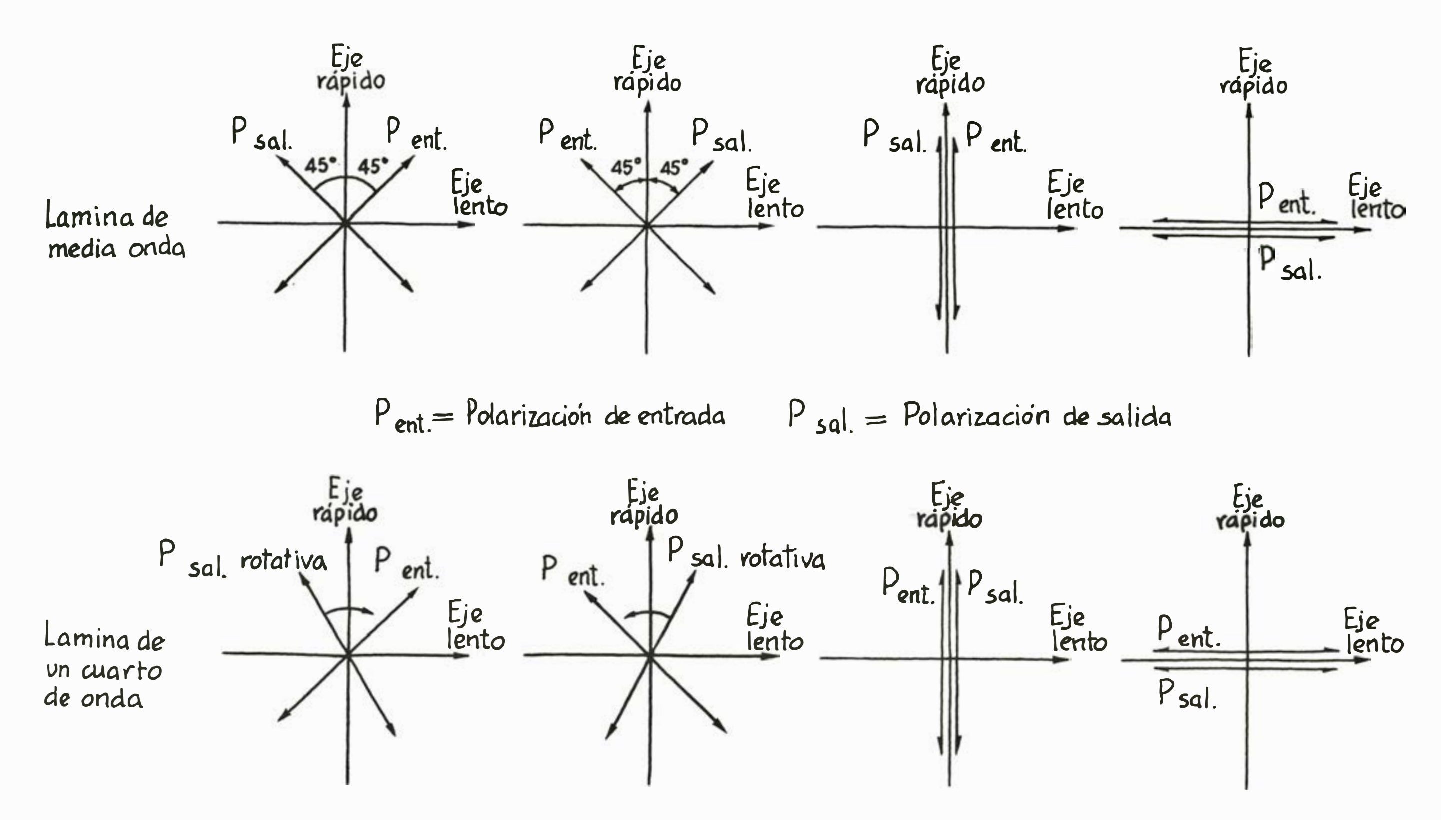
Eje rápido de una lámina de un cuarto de onda

Lamina de un cuarto de onda

Polarización rotativa de la luz a la salida

Desfase

Desfase de la luz al pasar a través de una lámina de un cuarto de onda



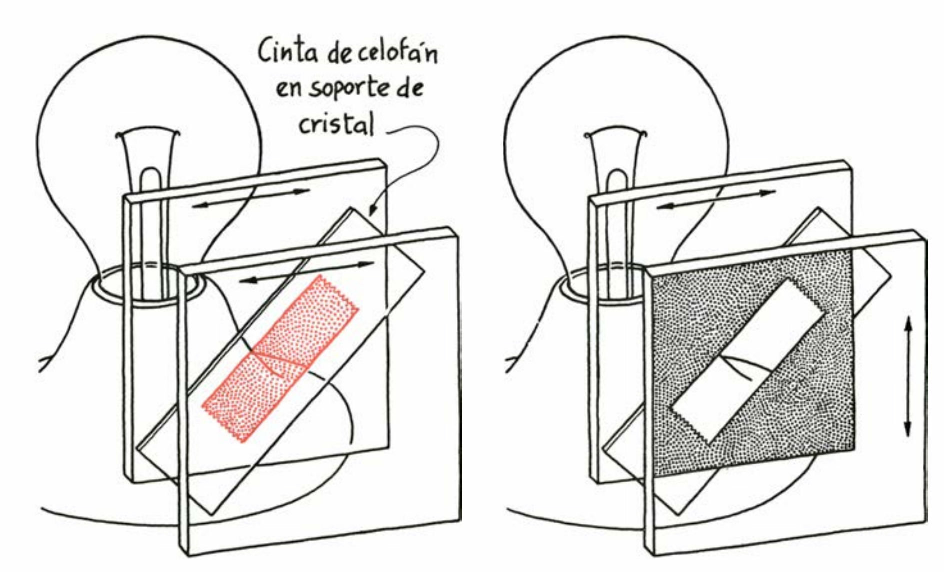
Diversas polarizaciones de la luz linealmente polarizada al pasar a través de láminas de un cuarto y de media onda

espesor tal que provocara que las componentes de la luz a la salida tuvieran un desfase de 180 grados una respecto de la otra, lo cual es una variación de media longitud de onda entre las dos. En este caso, el material se llamaría o bien lámina de media onda, o bien lámina retardadora en 180 grados. El campo eléctrico neto de las componentes que emergen oscilaría a lo largo de un solo eje y la luz estaría de nuevo linealmente polarizada. Pero ahora, el eje de polarización no sería el mismo que el de la luz incidente. El nuevo eje de polarización se movería en el espacio alrededor, o bien del eje lento, o del eje rápido.

Frank S. Crawford, Jr., de la Universidad de California en Berkeley, en su libro *Waves* (Ondas), describe varios experimentos que se pueden hacer con materiales birrefringentes comunes. También suministra información sobre cómo el lector puede hacer sus propias láminas de un cuarto y de media longitud de onda. Este mes nos ocuparemos de la fabricación de estos aparatos ópticos, investigando sus efectos sobre la luz polarizada, y del uso de las láminas para demostrar la birrefringencia de la córnea de los ojos. El mes que viene describiré cómo hay que emplear los aparatos para obtener luz circularmente polarizada.

Coloque un trozo de plástico transparente, de esos que envuelven los caramelos o las cajetillas de cigarrillos, entre dos filtros polarizadores cruzados, uno respecto a otro, de manera que impidan el paso de cualquier tipo de luz (los filtros pueden obtenerse en Edmund Scientific Company, 7778 Edscoy Building, Barrington, N.J. 08007 por 2,5 dólares el paquete de 20 unidades), o bien desmontando y sacando los cristales de un par de gafas de sol polarizadas. A continuación, busque una lámpara de incandescencia que tenga el cristal del bulbo claro y el filamento recto. Con el plástico situado en el sitio indicado, el sistema de filtros dejará pasar algo de luz, debido a que el plástico reorienta la polarización de la luz que sobre él incide y de este modo alimenta el segundo filtro polarizador con una componente de luz que está polarizada en el mismo sentido que el segundo filtro. Girando el plástico se consigue que la luz que deja pasar el sistema de filtro sea lo más intensa posible.

Un trozo de un plástico especial que se usa en ciertos envoltorios inicialmente no se comporta igual. Pero estirando dicho material el lector puede orientar sus moléculas largas igual que se orientaban en la fabricación de los filtros polarizadores; además, se puede provocar así la aparición de un eje rápido y otro lento en el material. Sitúe un trozo estirado de este plástico de envolver entre dos filtros polarizadores cruzados, de manera que la dirección del alargamiento del plástico forme 45 grados con el sentido de polarización de los filtros. Obtendrá entonces un poco de luz que pasará a través del sistema de filtros.



Una lámina de semionda hecha con una cinta de celofán

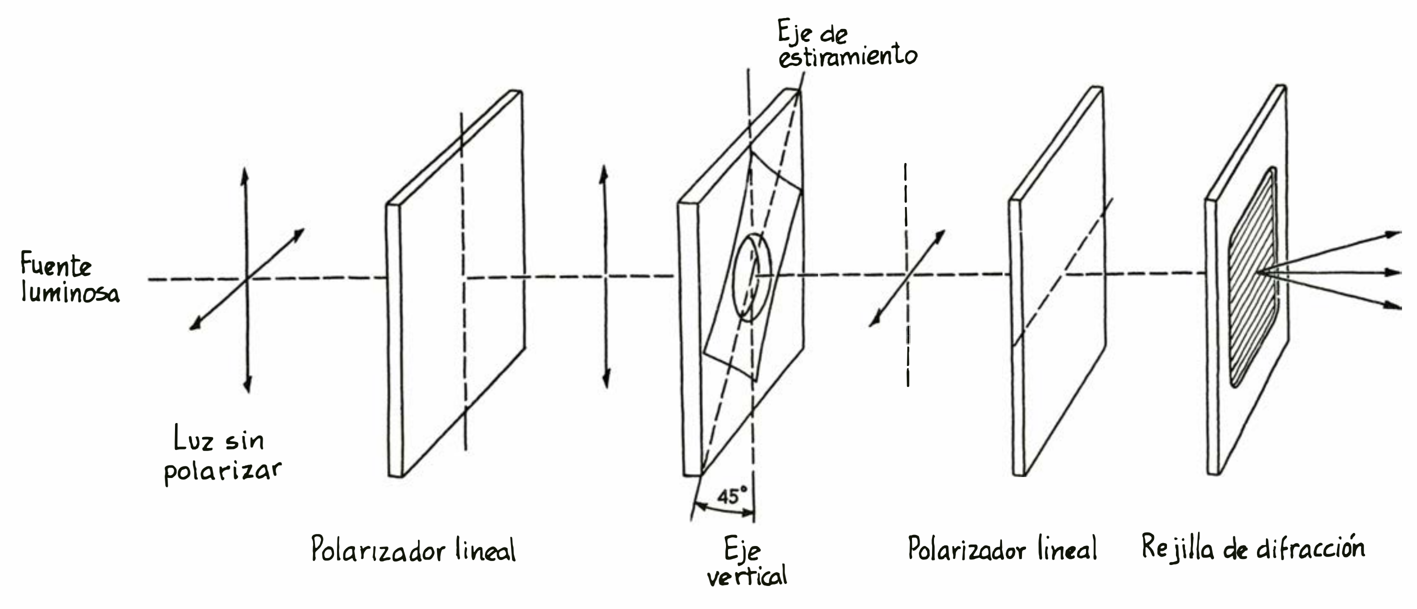
A partir de varias capas de plástico de envolver estirado, el lector puede fabricar sus propias láminas de un cuarto y de media onda de longitud. Sobre un orificio abierto en un trozo de madera, de cartulina o de metal consistente, coloque y fije de 10 a 14 capas del plástico estirado, de manera que coincidan las direcciones en que se han estirado. Fije al otro lado del orificio un filtro polarizador, de suerte que su sentido de polarización forme un ángulo de 45 grados con la dirección en que se ha estirado las capas. El filtro suministra luz linealmente polarizada a las capas, con sus componentes a lo largo del eje de estiramiento y de un eje perpendicular a él, iguales.

Con un número apropiado de capas de plástico fijas en su sitio, el conjunto actúa como una lámina de semionda para determinada longitud de onda contenida en la luz blanca incidente. Para tal longitud de onda, las dos componentes de la luz que emerge están desfasadas en 180 grados, es decir, en media longitud de onda. Se puede detectar este desfase colocando otro filtro polarizador en la trayectoria de la luz que emerge, comprobando su sentido de polarización.

Por ejemplo, supongamos que se han colocado suficientes capas como para tener una lámina de semionda respecto a una luz con una longitud de onda de 500 nanómetros, que es precisamente la luz verde. Entonces, el verde de la luz incidente experimenta un desfase de 180 grados entre las dos componentes de la luz a la salida. Las dos componentes que emergen sumadas dan un sentido de polarización neto que es lineal y perpendicular al sentido de polarización inicial. Si el segundo filtro polarizador se orienta de manera que deje pasar la luz, el lector verá una luz casi totalmente verde. Si el segundo filtro se orienta paralelo al sentido de polarización del primero, la luz verde queda bloqueada por el segundo filtro y el lector verá en su lugar el espectro visible, pero sin el verde.

Si para cualquier orientación del segundo filtro el lector ve colores (quizá confusamente) es que las capas de material de envolver no constituyen una lámina de media longitud de onda, de manera que los colores salen elípticamente polarizados. El lector puede afinar la lámina de semionda añadiendo o quitando capas de material de envolver, y probando luego con el color filtrado cuando el segundo filtro se sitúe perpendicular al primero. Si el lector divide por la mitad el número de capas, tendrá una lámina de un cuarto de onda.

El lector puede construir también una lámina de semionda con una sola capa, empleando una cinta de plástico transparente (no la cinta mágica transparente, que es sólo semitransparente). Pegue luego dicha cinta sobre un trozo de cristal (como soporte) y sitúela entre dos filtros polarizadores que tengan sus sentidos de polarización cruzados. Dejará pasar un determinado rango de colores: aquellos colores para los cuales, por su espesor, la cinta es aproximadamente una lámina de semionda. Mi cinta de celofán era, aproximadamente, una lámina de media longitud de onda para la mayoría de los colores del espectro visible, excepto para el azul del final. Con filtros cruzados, la luz que pasaba era blanca; con filtros paralelos, dicha luz fue azul.



Comprobación de los rangos de longitudes de onda que atraviesan una lámina de semionda

Con una lámina de media longitud de onda, hecha con plástico de envolver o con cinta de celofán, examine la luz que sale de una rejilla de difracción. Si el segundo filtro polarizador se orienta de manera que deje pasar la longitud de onda para la cual el montaje hecho es una lámina de media longitud de onda, el lector encontrará ese color en el espectro de la rejilla. Girando el segundo filtro hacia la orientación perpendicular bloqueará dicho color y lo eliminará del espectro visto en la rejilla.

Con varias capas de cinta transparente, el lector puede fabricar un filtro que deje pasar luz solamente en determinado y estrecho rango de longitudes de ondas. Haga un montoncito de 16 capas de cinta plástica clara, y póngalo encima de un trozo de cristal. Para mejorar la transmisión de la luz a través de las capas ponga una gotita de aceite lubricante entre cada capa y la siguiente, así como entre la primera capa y el cristal. Ahora coloque el montoncito con el cristal entre dos filtros polarizadores y oriéntelo igual a como orientó el cristal con una sola cinta.

Examine de nuevo la luz que emerge con la rejilla de difracción. El espectro transmitido tiene varias líneas oscuras entre imágenes de color del filamento de la lámpara, lo que indica que el segundo filtro de polarización está bloqueando varias longitudes de onda diferentes en la luz que emerge de las cepas. A medida que se va girando el segundo filtro, las líneas oscuras se ven reemplazadas por líneas brillantes, y viceversa. Cuando el segundo filtro se coloca en posición perpendicular a su primera orientación, deja pasar las longitudes de onda que anteriormente bloqueó y bloquea las que anteriormente dejó pasar. Para algunas longitudes de onda contenidas en la luz blanca incidente, el conjunto de capas pegadas constituyen efectivamente una lámina de semionda; las polarizaciones que emergen son lineales, pero girando o fluctuando alrededor del eje rápido o del eje lento. Para otras longitudes de onda, el conjunto de capas resultan ser realmente láminas de longitud de onda completa; su polarización se mantiene. (Un desfase correspondiente a un número entero de longitudes de onda hace solamente que las componentes de la luz a la salida –tanto las existentes a lo largo del eje rápido como las existentes a lo largo del eje lento– se retrasen en fase, de manera que tengan la misma polarización que la luz incidente.) Por tanto, una orientación del segundo filtro de polarización selecciona una de estas longitudes de onda para dejarlas pasar y otra orientación del filtro polarizador seleccionaría otra longitud de onda distinta. En cualquier caso, el espectro es incompleto; sólo se permite el paso a ciertas longitudes de onda.

Una sola capa de cinta adhesiva proporciona un desfase de aproximadamente la mitad de una longitud de onda para el espectro visible. Para conseguir un cambio de una longitud de onda completa de algunos colores, el lector necesita una capa de cinta más gruesa. Se puede hacer con cuatro capas, pero las líneas oscuras son más visibles con 16 capas. Para ver este efecto, haga dos grupos con la cinta adhesiva, en uno ponga cuatro capas y en el otro ocho. Para una orientación particular del segundo filtro de polarización, el grupo de 16 capas deja pasar la luz dentro de un estrecho rango de longitudes de onda. El montón más pequeño deja pasar también la luz sólo entre ciertos rangos de longitudes de onda, pero la gama se hace más ancha a medida que el montón de cinta adhesiva va reduciendo su tamaño.

Si la luz blanca pasa a través de los tres grupos, sólo sobrevive la luz de cierto rango más estrecho de longitudes de onda. Si se pusieran más grupos en el rayo de luz, con cada nuevo grupo que tuviera el doble de grosor que el anterior, las series de longitudes de onda supervivientes serían cada vez menores y desaparecerían hasta que quedaran unas dos en el espectro visible. Después, un último filtro de color podría seleccionar una de ellas.

Este tipo de filtro fue desarrollado por el astrónomo francés B. F. Lyot, en 1932, para fotografiar el sol. La anchura de la banda (anchura del rango de la longitud de onda transmitida por el filtro) era pequeña, de 0,1 nanómetros, en los filtros de Lyot, los cuales estaban hechos de cuarzo. Con los filtros de Lyot, ajustados para pasar la longitud de onda de la emisión de hidrógeno y para bloquear todas las demás longitudes de onda visibles, podría fotografiarse el sol en su emisión de hidrógeno; así se conseguiría mostrar el comportamiento del hidrógeno en el sol.

Casi todo el mundo puede detectar, con sus propios ojos, luz polarizada sin ayuda externa. Mire a través de un filtro que polarice linealmente hacia una parte azul del cielo o a cualquier otro fondo azul continuo. En el centro de su campo de visión, aparecerá una pequeña y débil figura con aspecto de reloj de arena amarillo subtendiendo un ángulo de unos 3 grados. Pueden verse también pequeñas zonas azules a los lados del reloj de are-

na (pero no son visibles para todo el mundo).

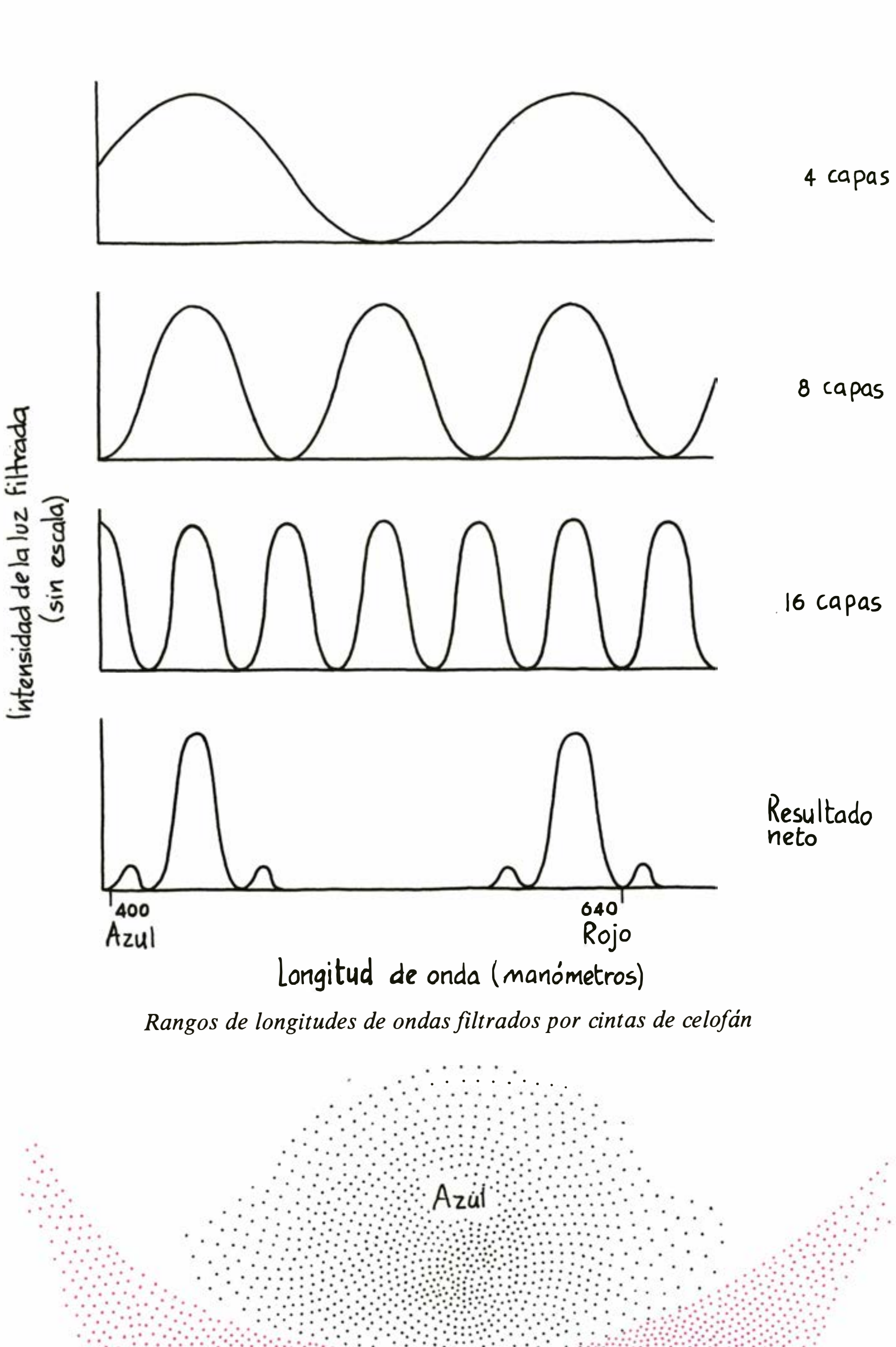
El experimento de reloj de arena se ha denominado de los cepillos de Haidinger, en honor del mineralogo austríaco Wilhelm Karl von Haidinger, quien descubrió este efecto en 1844. La figura desaparece rápidamente, a no ser que el sentido de polarización de la luz incidente en sus ojos cambie, de suerte que el lector debe girar el filtro de polarización lentamente para que la figura se mantenga visible. El reloj de arena gira en el mismo sentido.

Si el lector no puede ver el reloj de arena ahora, puede que sea capaz de verlo en el futuro. Hace algunos años yo podía ver la figura en la luz polarizada del cielo sin usar ningún filtro polarizador. Ahora necesito el filtro porque la polarización del cielo no es, aparentemente, suficiente para producir el reloj de arena en mi ojo.

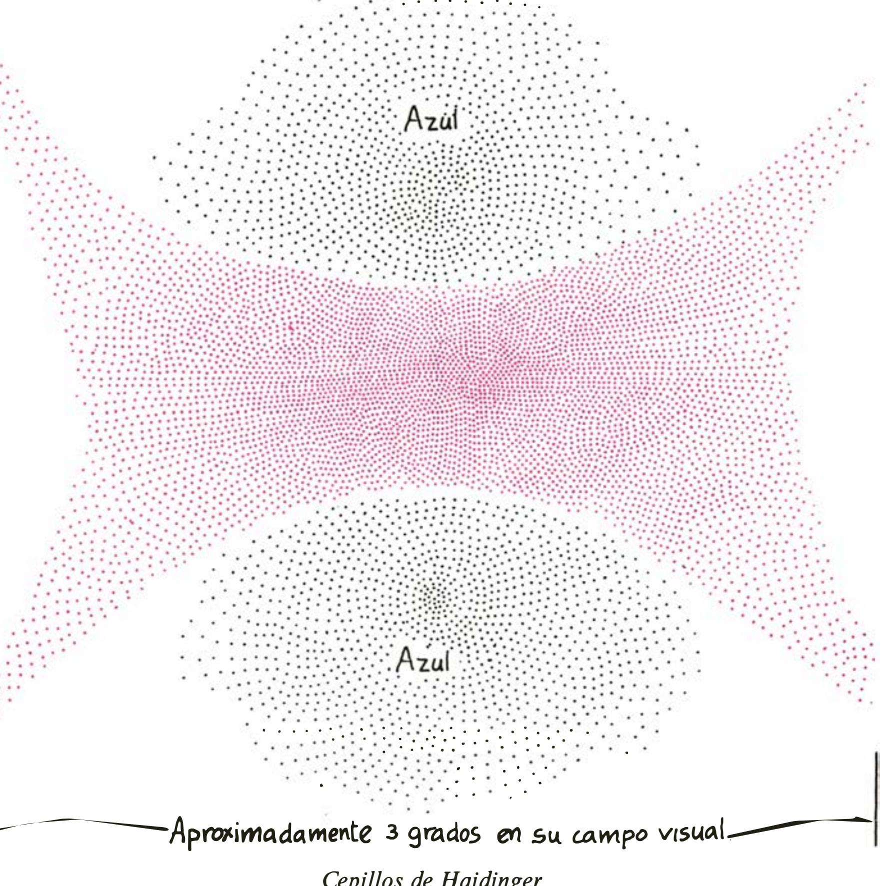
Aunque los cepillos de Haidinger han sido discutidos durante mucho tiempo, todavía no se ha dado una explicación completa de los mismos. Se deben, probablemente, a la absorción selectiva de la luz por el pigmento de la mácula lútea, que es el punto de visión más clara que el centro de la retina. El pigmento absorbe el extremo azul del espectro visible, a longitudes de onda desde 430 a 490 nanómetros, pero la absorción depende del sentido de polarización de la luz incidente.

Para esquematizar las características de la absorción, se dibujan elementos de pigmento colocados en líneas radiales a partir de un centro. La máxima absorción se realiza a lo largo de un diámetro, siguiendo la pauta de que éste sea perpendicular al sentido de polarización de la luz incidente en la mácula lútea. Por ejemplo, supongamos que el lector sujeta el filtro polarizador de tal manera que la luz entra en el ojo polarizada verticalmente. Entonces, la máxima absorción del azul de la luz incidente tiene lugar a lo largo de un diámetro horizontal. Si se gira el filtro, la máxima absorción se realiza a lo largo de otros diámetros, siempre perpendiculares a cualquier sentido de polarización que el experimentador dé a la luz que entre por su ojo. Como hemos visto, el material que absorbe diferentes cantidades de luz a lo largo de diferentes ejes se le define como dicroico. Se dice que el pigmento en la mácula lútea del ojo es radialmente dicroico debido a esta dependencia con la polarización incidente.

Para hacerlo más simple, consideremos que la luz incidente esté verticalmente polarizada. La eliminación del



Rangos de longitudes de ondas filtrados por cintas de celofán



Cepillos de Haidinger

azul a lo largo de la horizontal por el pigmento significa que la retina transmite al cerebro el color amarillo complementario como si estuviera a lo largo de la horizontal. Este amarillo está en el eje largo de los cepillos de Haidinger. Las nubes azules en cada lado del reloj de arena no han recibido todavía una explicación adecuada, pero son probablemente psicológicas en el sentido de que el cerebro es responsable de la impresión de que el azul está presente. Si no puede encontrar el reloj de arena mientras mira al cielo con un filtro, puede intentarlo mirando a una pared azul iluminada por el sol. En cualquier caso, para ver el reloj es necesario que haya luz azul polarizada incidente en el ojo.

Los cepillos de Haidinger sirven para algo más que para indicar qué parte del ojo es sensible al sentido de polarización de la luz; puede recurrirse también a ellos para mostrar aquellas otras partes del ojo que son birrefringentes. Para demostrar este efecto, el lector necesita un filtro de polarización lineal y una lámina de un cuarto de onda ajustada al verde o al amarillo. Oriente el filtro para que produzca luz polarizada verticalmente. Ponga, entre éste y su ojo, una lámina de un cuarto de onda con el eje lento inclinado hacia arriba y hacia fuera (si está usted usando su ojo derecho, el eje lento debería ir desde la parte izquierda de abajo hacia la parte alta de arriba). Colocando la lámina de un cuarto de onda de esta forma, el lector hace que los cepillos de Haidinger del filtro lineal cambien su orientación de repente en 90 grados, de la posición horizontal a la vertical. Por el contrario, si el eje lento de la lámina está inclinado hacia arriba y hacia dentro (para el ojo derecho irá desde abajo a la derecha hacia arriba a la izquierda), el reloj de arena desaparecerá. Usando una lámina de semionda (verde o amarilla) en lugar de una de un cuarto de onda, los resultados obtenidos son los opuestos.

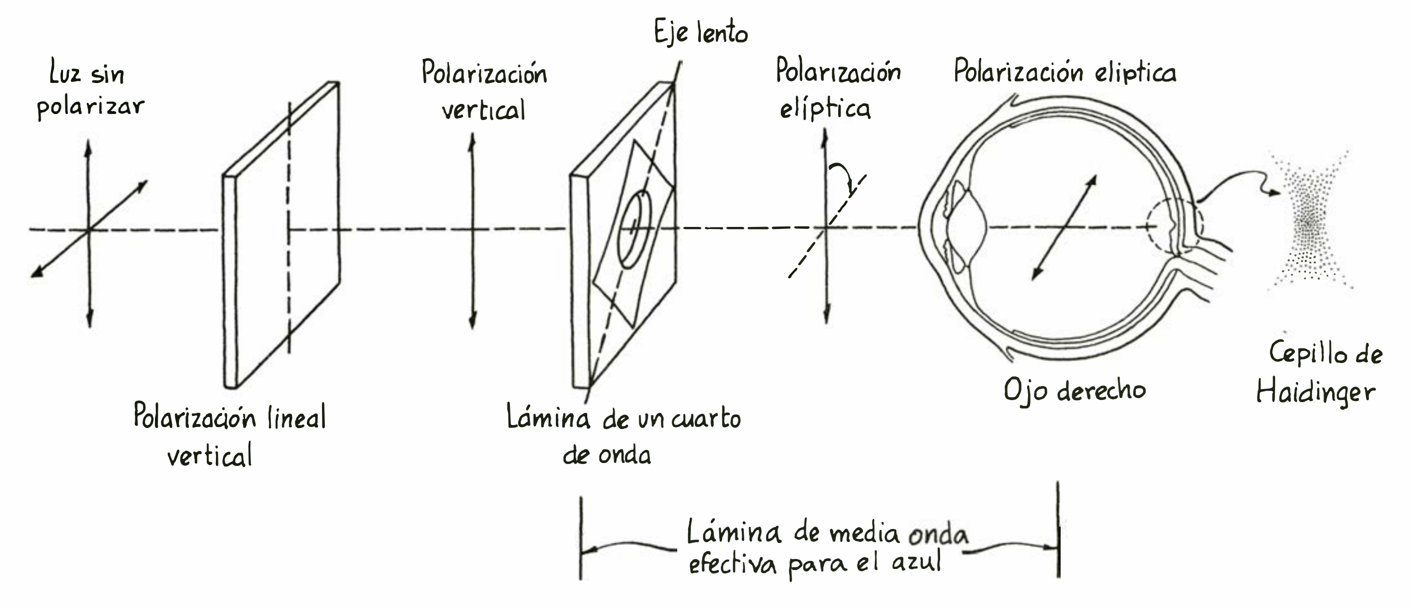
Debido a que los cepillos pueden ser difíciles de ver con su lámina de un cuarto de onda hecha en casa, y usted quizá desee sustituirla, así como el polarizador lineal, por un polarizador circular que la Polaroid Corporation suministra gratuitamente a los lectores de esta sección (Polaroid Corporation. Polarizer Technical Products, 20 Ames Street, Cambridge, Mass. 02139). Pida la tarjeta "Polaroid Circular Polarizes for Contrast Improvements", a la que va pegada el polarizador. Algunos de los usos que pueden hacerse con un polarizador circular constituirán el tema de esta sección el mes próximo.

No se ha dado respuesta a la pregunta de por qué el reloj de arena o bien desaparece o cambia 90 grados. Según parece, el efecto de la lámina colocada detrás del filtro consiste en incrementar la birrefringencia neta de la córnea en un cuarto o en media longitud de onda para la luz azul. Si la lámina citada y la córnea son efectivamente una lámina de un cuarto de onda para luz azul, el cepillo desaparece. Si son efectivamente una lámina de semionda para la luz azul el cepillo salta a una posición perpendicular a la orientación que dé el filtro lineal, si estuviera sólo él.

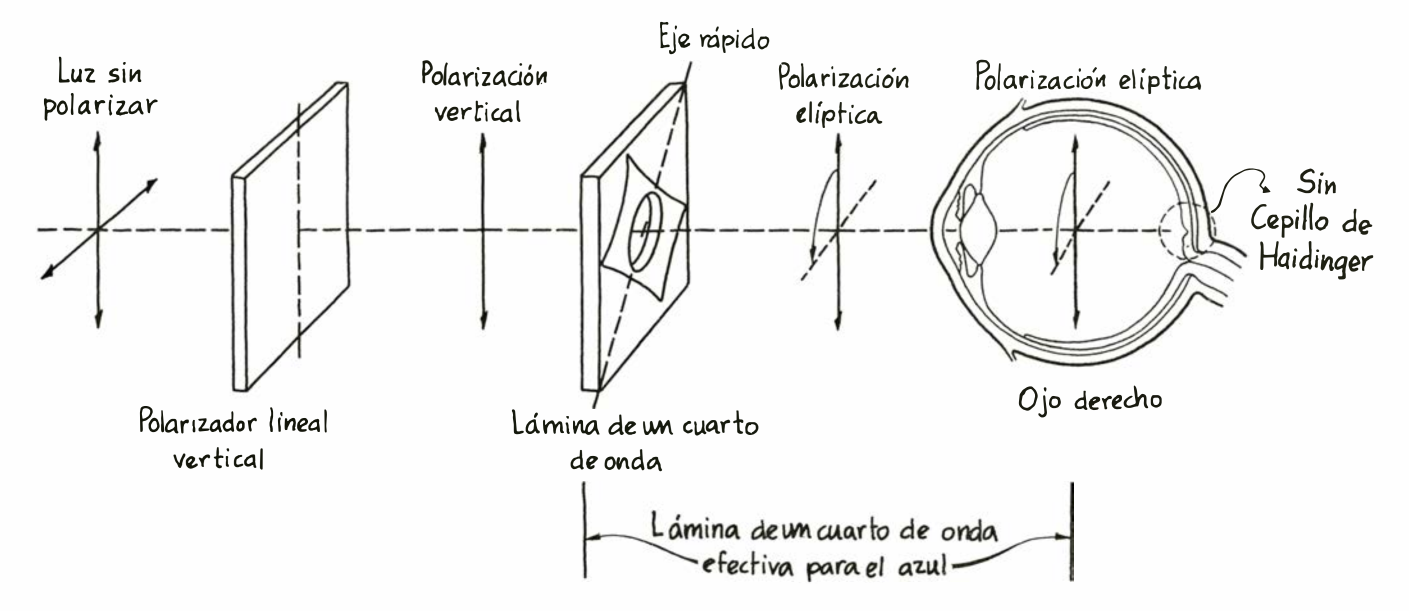
La córnea contiene fibrillas de colágeno que se inclinan principalmente hacia arriba y hacia fuera. Son birrefringentes, con el eje lento a lo largo de la longitud de la fibra y el rápido hacia arriba y hacia dentro. El desfase entre los ejes rápido y lento no es normalmente suficiente para ser percibido, valiendo aproximadamente un doceavo de la longitud de onda de la luz verde. Sin embargo, si la lámina de un cuarto de onda o de semionda se usa correctamente, el desfase total de la lámina y el colágeno juntos puede ser suficiente para cambiar el sentido de polarización de la luz azul incidente y suministrar el necesitado por los cepillos de Haidinger.

Considere que la lámina de un cuarto de onda está orientada con su eje lento hacia arriba y hacia fuera, como está el eje lento de las fibrillas del colágeno. En el verde-amarillo, la lámina de un cuarto de onda produce un desfase de aproximadamente un cuarto de una longitud de onda y el colágeno produce un desfase adicional de aproximadamente un doceavo, dando un desfase total de un tercio de una longitud de onda más o menos en la zona de ese color. Otros colores cambian proporcionalmente a su longitud de onda, siendo el cambio del azul menor que el del rojo.

Dado que los cepillos de Haidinger dependen de la luz azul, el cambio en el azul es el interesante. El desfase total en el azul es de unos dos quintos de la longitud de onda del azul. Así, la lámina de un cuarto de onda y su córnea actúan combinadas como una lámina de semionda en el azul, más o menos. La luz polarizada verticalmente, y transmitida a través de una lámina de semionda orientada con el eje lento perpendicular a la polarización, cambia ésta en 90 grados (de vertical a horizontal en este caso). De la misma forma, los cepillos saltan de la posición horizontal, cuando no hay lámina colocada, a la vertical cuando se pone la lámina, siempre que ésta tenga la posición correcta.



Comportamiento respecto al ojo, a modo de lámina de semionda, por parte de una lámina de un cuarto de onda y las fibrillas de colágeno



Resultado de una lámina de un cuarto de onda y el ojo

Si la lámina de cuarto de onda tiene su eje lento hacia arriba y hacia dentro, se eliminan los cepillos. En la zona del verde-amarillo, la lámina cambia la fase de la luz en un cuarto de longitud de onda, aproximadamente, en una dirección y el colágeno en un doceavo de longitud de onda en la dirección opuesta, dando un desfase neto de un sexto de longitud de onda, en el verde-amarillo. En el azul se produce un desfase neto de un quinto de longitud de onda. En otras palabras, la combinación del colágeno y de la lámina de un cuarto de onda orientada de este modo origina, efectivamente, una lámina de un cuarto de onda en el azul.

La combinación produce luz polarizada elípticamente, que ilumina la mácula lútea, pero la luz de este tipo no produce los cepillos de Haidinger. Con este sentido de orientación de la lámina de un cuarto de onda, los cepillos desaparecen.

El efecto de una lámina de semionda, colocada entre un filtro de polarización orientado verticalmente y su ojo, es similar. Con el eje lento hacia arriba y hacia fuera, el desfase total producido por la lámina y su córnea es aproximadamente tres cuartos de longitud de onda en el azul. La lámina y la córnea actúan pues, como una lámina de un cuarto de onda en el azul, produciendo luz polarizada elípticamente para la retina. No aparecen cepillos. Con el eje lento hacia arriba y hacia dentro el desfase neto es, más o menos, la mitad de la longitud de onda en el azul. Esta vez, la lámina y la córnea juntas actúan como una lámina de semionda en el azul; hacen variar el sentido de la luz incidente linealmente polarizada en 90 grados y, por tanto, giran los cepillos de Haidinger desde la posición horizontal a la vertical.

Si el lector consigue ver los efectos con las disposiciones precedentes, es posible que desee experimentar sobre otras orientaciones relativas del filtro polarizado linealmente, con respecto a la lámina de un cuarto de onda o semionda y a las fibrillas de colágeno. Los principios son los mismos, pero la predición del resultado en cada caso sería una buena manera de probar sus conocimientos sobre cómo funcionan las láminas de un cuarto y de media onda.

Libros

Métodos que sirven para medir y controlar la contaminación y avances de la bioquímica española

Enrique Aulí y Francisco García de Valdecasas

CONTAMINACION ATMOSFERICA. METODOS DE MEDIDA Y REDES DE VIGILANCIA, por Juan A. del Giorgio, Editorial Alhambra, S.A. 1977; 176 páginas. De los procesos degradatorios del medio ambiente, la contaminación del aire es uno de los más destacados por su influencia diaria y directa sobre el hombre y sus bienes. El fenómeno presenta dos niveles claramente diferenciados. Un primer nivel comprende el reconocimiento cualitativo y cuantitativo del problema, lo que implica detectar y medir los contaminantes. Un segundo nivel utiliza los datos obtenidos en el primero con el propósito de reducir la contaminación a valores que no sean perjudiciales para el hombre o sus bienes.

Este libro está destinado a cubrir el primer nivel, esto es, a describir los métodos de medida de contaminantes, los principios de funcionamiento de los analizadores y de las redes para la detección, medición, proceso e interpretación de los resultados obtenidos, ya sea en inmisión (concentraciones de contaminantes que respiran los ciudadanos) o en emisión (concentración de contaminantes en el punto de vertido a la atmósfera).

Según indicación del propio autor, la obra, tal como fue originariamente concebida, puede servir como libro de texto para graduados en escuelas superiores de ingeniería, así como libro de consulta para aquellos profesionales que posean unos conocimientos básicos de química y electrónica, y que comiencen sus actividades en el campo de la tecnología ambiental.

Juan A. del Giorgio es miembro del Comité Ejecutivo del Consejo Mundial del Medio Ambiente (WERC) y fue coordinador del grupo de Tecnología Ambiental de Standard Eléctrica Española hasta diciembre de 1976, siendo en la actualidad ingeniero consultor de Standard Eléctrica Argentina. El autor expresa, en el prólogo de su obra, su agradecimiento a diversas personas y organismos, señalando que como en otras muchas empresas de este mundo "la unión hizo la fuerza".

De esta forma, Juan A. del Giorgio intenta cubrir el poco desarrollado campo de los textos en lengua castellana relacionados con la medida de la contaminación atmosférica y con los sistemas de adquisición, transmisión y tratamiento de datos. Los capítulos concernientes a los temas antes citados, especialidad del autor, son los más detallados del libro, alcanzando un nivel de gran altura para libro de texto. Un tono asimismo elevado se mantiene en los capítulos de introducción o complemento al tema central del libro, especialmente el capítulo de meteorología y dispersión de contaminantes; pero sería necesaria en próximas ediciones la revisión de ciertos puntos de alguno de estos capítulos generales en los que, posiblemente, el deseo de resumir ideas y las prisas por editar el libro introducen frases (o la misma ordenación en la exposición de las ideas) que pueden ser causa de confusión en el lector que adolezca de experiencia en el campo de la contaminación ambiental.

El libro, como obra de texto, viene estructurado en diez capítulos. El primero es una exposición de la problemática general de la contaminación del aire. Efectúa una breve reseña histórica que abarca desde las Reales Ordenanzas del siglo XIV, Ordenanzas que prohibían el uso de carbones de baja calidad en Londres, por la excesiva cantidad de humos y cenizas que producían, hasta los días actuales en que las ciudades pueden llegar a convertirse en "megalópolis del horror". Es necesario referirse a contaminación ambiental, ya que las diversas formas de contaminación (aire, agua, suelo, ruido) están estrechamente ligadas entre sí. Así, un moderno avión supersónico da lugar a través de un complejo ciclo, a la contaminación aérea, acuática y acústica.

Las normas inglesas definen la contaminación atmosférica como la presencia en el aire de sustancias extrañas, sean éstas gaseosas, sólidas o una combinación de ambas, en cantidad y durante un tiempo de permanencia tales que puedan provocar efectos nocivos para la salud humana y un deterioro de los bienes de uso y el paisaje. Esta definición implica la presencia de tres elementos primarios: (*a*) fuentes de emisión de contaminantes, tales como chimeneas, tubos de escape, y otros; (*b*) condiciones meteorológicas que determinen la dispersión de dichos contaminantes en la baja atmósfera, y (*c*) receptores animados e inanimados, sobre los cuales inciden y a quienes afectan los contaminantes.

Los contaminantes del aire según su estado físico pueden calificarse en gases y partículas, subdividiéndose éstas en submicrométricas (0-10 micras de diámetro) y micrométricas (diámetro superior a las 10 micras). Se efectúa un breve resumen de las principales fuentes de emisión y acciones sobre el hombre y sus bienes: del dióxido de azufre (SO_2), monóxido de carbono (CO), dióxido de carbono (CO_2), óxidos de nitrógeno (NO_x), ozono (O_3), hidrocarburos, plomo, partículas micrométricas y partículas submicrométricas. Finaliza el primer capítulo con la definición de los términos más usualmente empleados en el libro (definición normas ASTM).

El segundo capítulo desarrolla el tema de la meteorología y la dispersión de los contaminantes. En una zona determinada, la emisión neta de contaminantes se mantiene relativamente constante durante el período activo de cada semana, que puede ser de lunes a viernes, disminuyendo a un valor menor, que a su vez se mantiene constante, los dos días restantes. Mientras estos valores de emisión permanecen más o menos constantes de una forma cíclica, los valores de inmisión presentan numerosas fluctuaciones debidas principalmente a las variables meteorológicas de la zona. En este capítulo se presentan los fundamentos básicos de la meteorología aplicada específicamente a los problemas de medida y control de la contaminación atmosférica, recalcando los aspectos y las técnicas que permiten la predicción de los niveles de inmisión. Se detallan la estructura de la atmósfera en capas, los movimientos de los gases ideales, especialmente los movimientos verticales causados por el gradiente vertical de temperatura, gradiente que, para aire seco y en condiciones adiabáticas, se estima en una disminución de un grado centígrado por cada cien metros de elevación. En caso de existir ese gradiente vertical "adiabático seco" o un gradiente superior ("superadiabático") la atmósfera presenta un buen "tiro vertical", lo que impide la concentración de contaminantes en los niveles bajos de la atmósfera, es decir, en las capas en que usualmente vive el hombre. Si este gradiente vertical es menor e incluso nega-

tivo, el tiraje vertical de contaminantes es escaso o nulo, llegándose a la inversión térmica, ocasión en la que se producen las situaciones críticas de contaminación.

Para el correcto control de la contaminación atmosférica de una zona, es necesario el conocimiento de su macroclima y de su microclima. Los datos de macroclima pueden ser proporcionados por el servicio meteorológico nacional correspondiente, mientras que los de microclima deben obtenerse para cada caso concreto. En este capítulo se describen los principales sensores meteorológicos: dirección y velocidad de viento, temperatura a nivel de superficie y en altura, presión, humedad relativa, precipitación y radiación solar. Se acompañan láminas y esquemas de los diversos sistemas.

El tercer capítulo plantea los principios de funcionamiento de los sensores para inmisión. Existen dos grandes grupos entre los sensores para la medida de la contaminación atmosférica: sensores para la detección "in situ" (ubicados en el mismo lugar donde se desea conocer la concentración de contaminantes) y sensores para la detección remota (destinados a medir las concentraciones de contaminantes a una cierta distancia del emplazamiento del aparato de medida).

Los sensores para la detección remota están basados, en general, en la utilización de alguna forma de láser, sea del tipo de transmisión-absorción sobre un tramo de atmósfera contaminada, o de transmisión-dispersión, en los efluentes de una chimenea. El primer tipo de aparatos ha alcanzado un alto grado de desarrollo, mientras que el segundo grupo se halla aún en fase experimental.

Se detallan los sensores para la detección "in situ", sensores que vienen siendo utilizados desde los albores de la química analítica mediante el análisis en el laboratorio de las muestras de aire tomadas del ambiente y disueltas en algún reactivo específico. A estos métodos puramente manuales siguió la primera generación de sensores automáticos, que además de captar las muestras del aire ambiente, pueden detectar, e incluso registrar, los niveles de algún contaminante determinado; estos analizadores funcionan por métodos puramente químicos, que implican el uso de reactivos y de algún medio para separar y medir el contaminante deseado. La segunda generación de sensores automáticos está constituida por analizadores que operan sobre la observación o detección directa de una propiedad física del contaminante, traducida en una radiación discreta o absorción de energía, dentro del espectro. La tercera generación de sensores automáticos se está desarrollando sobre la base de elementos sensores de estado sólido, capaces de detectar niveles muy reducidos de contaminantes específicos, por el cambio en las constantes físicas de semiconductores al entrar en contacto con las muestras de aire.

Se detalla y comenta el método manual de medida para la determinación de dióxido de azufre y humos negros por el método de la acidez total, así como los analizadores por vía húmeda para la determinación del dióxido de azufre por los métodos culométrico y conductimétrico y los analizadores de vía seca para la determinación del dióxido de azufre por medio de la fotometría de llama; de los óxidos de nitrógeno y del ozono, por medio de la quimioluminiscencia; de los hidrocarburos, por medio de la ionización de llama y, del monóxido de carbono, por medio del infrarrojo no dispersivo. Cierran el capítulo los métodos de medida de partículas en suspensión por medio de filtro y densímetro óptico, nefelómetro y absorción de radiación beta. Todas las descripciones vienen acompañadas de los esquemas y láminas correspondientes.

En el capítulo cuarto se exponen las características generales de las redes de vigilancia de la contaminación atmosférica, sus principales tipos y objetivos, reservando para los capítulos quinto a noveno la descripción de los diversos elementos integrantes de dichas redes. Una red de vigilancia integral que mida los niveles de contaminación de una zona determinada es uno de los elementos imprescindibles para la reducción de la contaminación atmosférica en dicha zona. Una red de este tipo presenta dos problemas fundamentales: (*1*) la medida continua o a intervalos regulares de los niveles de inmisión de los contaminantes presentes en la zona a estudiar; (*2*) la predicción, con la máxima antelación posible, de los niveles de inmisión de la zona, a efectos de detectar posibles situaciones peligrosas de contaminación que pondrían en peligro la salud de la población. Esta última condición se resuelve con la preparación y uso de un modelo matemático de predicción; una vez predicha una situación de posible peligro, se adoptarán las medidas preventivas señaladas por la legislación.

Para el diseño y construcción de una red de vigilancia es necesario el análisis de la microgeografía del área, de su microclima y estructura urbana, así como del volumen y distribución de focos contaminantes. El análisis de este conjunto de datos, así como su proyección en períodos de cinco y diez años, permite la división del área en zonas a vigilar, en cada una de las cuales se instalará una estación remota con los analizadores adecuados a sus características contaminantes, que, a su vez, transmitirán la información recogida a una estación central.

Las redes de vigilancia empleadas en la actualidad pueden ser manuales, con equipos de toma de muestras y análisis posterior, y automáticas, en las que el aparato de toma de muestras es a la vez analizador del nivel contaminante. Este segundo tipo presenta ventajas fundamentales, como son la obtención de datos en tiempo real (factor importante para evitar los episodios críticos de contaminación atmosférica), el mayor detalle de estos datos y las facilidades de transmisión y tratamiento de los mismos. En el texto se describen los diversos tipos de redes automáticas. Los sistemas de vigilancia automática precisan transmitir la información obtenida en cada estación remota a la estación central de control; el capítulo quinto está dedicado a los sistemas de transmisión.

Los medios de transmisión más utilizados son las líneas telefónicas o telegráficas, recurriéndose en casos especiales al enlace por radio, mediante ondas hertzianas de alta frecuencia. El medio de transmisión empleado debe cumplir dos condiciones generales: fiabilidad operativa y fidelidad de los datos transmitidos. Las distorsiones producidas por el sistema de transmisión producirían errores significativos en la presentación e interpretación de los datos. Se describen la línea de transmisión y el modo de transmisión; así como las posibles configuraciones de redes (en estrella, ómnibus y mixta).

El capítulo sexto está dedicado a la descripción de la estación remota de una red de vigilancia automática de la contaminación atmosférica. Se presta un especial interés a las características de construcción de la cabina que aloja los analizadores y equipos de la estación; dicha cabina debe estar equipada de forma que ni las vibraciones, ni la humedad, ni la temperatura afecten al correcto funcionamiento de los analizadores. Los sistemas captadores de la muestra de aire ambiente deben cumplir la condición principal de no alterar la composición química de la muestra, para lo cual el material empleado en su fabricación será totalmente neutro y pasivo, además de reunir condiciones mínimas de rigidez mecánica y facilidad de manipulación. El vidrio pírex cumple todas las condiciones para los contaminantes gaseosos y, el acero inoxidable, para los sólidos.

Se pormenoriza el equipamiento electrónico de cada tipo de estación remota (inteligencia concentrada con transmisión telegráfica; inteligencia concentrada con transmisión digital, estación remota semiinteligente y estación remota inteligente).

El séptimo capítulo describe la estación central de control de la vigilancia automática; dicha estación central supervisa y controla la operación de las estaciones remotas y recibe, procesa, presenta y almacena los datos recibidos de todos los sensores de la red. Se comenta ampliamente el hardware o soporte físico (en especial el microordenador) y el software o soporte lógico de los diversos tipos de estaciones centrales.

Las características de construcción y uso de unidades móviles de medida de la contaminación atmosférica vienen detalladas en el capítulo octavo. Las unidades antes citadas pueden emplearse como refuerzo de una red automática de medida de los niveles de inmisión o bien para la medida de los niveles de emisión de los focos emisores de una zona determinada.

El tratamiento y presentación de los datos obtenidos en una red de vigilancia son estudiados en el capítulo noveno, en función de los objetivos de la citada red. El objetivo principal suele ser la obtención de resultados válidos que puedan usarse inmediatamente, sea para prevenir a la población de las áreas con mayor nivel de contaminación, sea para disminuir la emisión de contaminantes a la atmósfera. Otras aplicaciones de los datos obtenidos en una red de vigilancia son los estudios de correlación entre contaminantes y variables determinantes, tales como micro y macrometeorología, tráfico automotor, actividad industrial, incidencia de enfermedades pulmonares y cardiocirculatorias, etcétera. Se incluye un estudio sobre el tratamiento de datos en la red del Area de Rijnmond, Rotterdam, y en la red nacional belga.

Punto crucial y decisivo en la problemática de la contaminación atmosférica es la legislación existente en cada país, referente a los niveles admisibles de contaminantes tanto a nivel de emisión como de inmisión. Estos niveles vienen especificados en función de las concentraciones de los diversos contaminantes y del tiempo durante el cual la población está expuesta a dichos niveles.

La aplicación de modelos matemáticos a una red de vigilancia permite predecir la evolución de los niveles de contaminación en períodos de 8, 24 y 48 horas, así como la tendencia en ciclos de mayor duración. Otra aplicación de los modelos matemáticos es la evaluación de los efectos contaminantes de nuevos focos emisores, ya sea la instalación de una nueva industria en una zona determinada o bien una reordenación de las vías de tráfico de una ciudad. Existen diversos tipos de modelos, comentándose en el texto desde el simple módulo de correlación hasta los más avanzados modelos estadísticos de predicción. Se incluyen unas nociones de estadística aplicada referidas concretamente a las distribuciones normal y lognormal, de sumo interés en contaminación atmosférica.

Finaliza la obra con un capítulo dedicado a la medida de emisión de contaminantes. Las características físicas de temperatura y velocidad del gas, así como su contenido en partículas, hacen que la medida de emisión sea más compleja que la de inmisión, requiriéndose en general un "sistema de medida" en lugar de un simple analizador. En la medida de emisión más sencilla, la primera fase del "sistema" es la extracción del conducto de la chimenea de una muestra representativa del flujo de aire contaminado, en condiciones de ser analizada; posteriormente se procede a su análisis por métodos manuales o automáticos similares a los empleados en inmisión.

Cada día son más utilizados los sistemas automatizados consistentes en la medida directa de los gases en el mismo conducto de la chimenea, por métodos ópticos o espectroscópicos, sin necesidad de extraer la muestra. En ocasiones la detección de los contaminantes gaseosos se efectúa con un equipo de medida situado a cierta distancia de la chimenea, siendo la técnica general de detección por análisis del espectro de absorción recibido en un sistema óptico-electrónico. (E. A. M.)

AVANCES DE LA BIOQUIMICA, edición dirigida por L. Cornudella, C. F. Heredia y A. Sols, Salvat Editores, S.A.; Barcelona, 1977. En el año 1975, Severo Ochoa recibió el homenaje de los científicos españoles, en especial de los bioquímicos, muchos de los cuales habían sido sus discípulos en la New York University. Se organizaron reuniones científicas y vinieron a darles realce los más destacados sabios del mundo entero, entre ellos muchos premios Nobel. Pero de todo ello, importante sin duda, lo que a mí me parece de más trascendencia es la obra escrita que ahora ve la luz gracias a la generosidad y valentía de la Editorial Salvat. Porque, entre otras muchas cosas buenas que esta publicación puede traer, la mejor sin duda ha de ser la difusión entre el público español de la labor de sus investigadores y de la trascendencia de sus trabajos.

Comprendo que uno no puede pedir que los investigadores sean tan famosos como los futbolistas. Eso no pasa en ningún país del mundo por culto que sea. Mas para el público español el desconocimiento de la investigación española es total, completo, absoluto. Y al hablar del "público" bien sabe Dios que no me refiero sólo a lo que llamamos "vulgo" (o lo llamaba Lope de Vega), sino también al público ilustrado, incluso a intelectuales destacados en otros campos. Y no sólo se desconoce a los investigadores, se desconoce también lo que es la investigación. Y lo malo es que desconociéndose tanto, no se paran mientes en hablar de ella y en hacer su crítica. Algo así como el que hablara de fútbol haciéndose el entendido sin saber lo que es un "fuera de juego".

Pues bien, a partir de ahora, nadie debería atreverse a hablar de la investigación en España (por lo menos en bioquímica) sin antes haberse leído con todo detalle este libro. Yo pediría más. Yo pediría que nadie pudiera ser nombrado alto cargo en Educación y Ciencia (como tan felizmente llamó al Ministerio Lora Tamayo) o en el moderno Departamento de Cultura sin también habérselo estudiado. Porque no sólo llegaría a su conocimiento la existencia de una sufrida clase de españoles que sigue su vocación luchando contra las adversidades de toda índole, una de las mayores la indiferencia y el desconocimiento de los que le rodean, sino que aprenderían muchas cosas que no les estaría de más.

Estos *Avances de la Bioquímica* suponen una aportación de lo más interesante y se leen con verdadero gusto. Sus autores se han esforzado por poner al día los progresos de la ciencia en la parcela a la que han contribuido. No se trata, por tanto, de aportaciones de detalle de diversos autores como suele ser corriente en los "symposia", sino de exposiciones hechas en honor del homenajeado en las que se presenta un capítulo interesante de la moderna bioquímica.

Se trata, pues, de un libro hecho por diversos autores, por lo que es difícil hacer una crítica puntual de su conjunto. Esto no quiere decir que haya una gran diferencia de valor entre ellos. Todos los autores son "gente conocida" (en el mundo científico, se entiende) y de elevada categoría, y todos los capítulos tratan de avances recientes importantes. Suelo decir, machaconamente, que la bioquímica es la ciencia que porta en los momentos actuales la antorcha del progreso en medicina. Otros dicen gráficamente "bioquímica de hoy, medicina de maña-

na". Y es cierto. Los grandes logros que la medicina moderna ha alcanzado, la disminución de la mortalidad, la prolongación de la vida media, la victoria sobre las enfermedades infecciosas, etcétera, se sustentan en avances bioquímicos. Los que se reseñan en este libro sin duda contribuirán, en un futuro no muy lejano, a nuevos avances que proporcionarán nuevos beneficios.

Aun cuando las distintas contribuciones tienen un sello muy personal, han sido agrupadas en seis secciones. La primera trata de los problemas candentes de la estructura de la cromatina, la sustancia portadora del mensaje genético, de la confirmación de las histonas, las proteínas que controla y su transmisión, de la localización y transmisión de los genes, tomando como modelo la reproducción de plantas similares a trigo, la síntesis de las proteínas en los eucariotas (debido este capítulo al propio S. Ochoa y a su discípulo Nombela), y otros.

La segunda agrupa las aportaciones a la enzimología y citología. Es curioso el progreso hecho en esta materia. La membrana celular fue un ente del que se llegó a dudar de su existencia en las épocas anteriores al microscopio electrónico y las modernas técnicas de la bioquímica. Hoy, por el contrario, constituye un mundo complejísimo en el que sobre una base lipoide (la célebre "bicapa") se superponen flotando en sus estructuras numerosas proteínas funcionales (enzimas, receptores, antígenos, anticuerpos, etcétera) y a través del cual se realizan no sólo los intercambios metabólicos que la célula necesita, sino también los intercambios de mensajes entre células y el almacenamiento de sucesos en una especie de memoria celular. El estudio exhaustivo de la membrana llevaría libros. Pero detalles interesantes de su funcionamiento pueden encontrarse en las aportaciones que podemos encontrar en este segundo apartado.

La regulación metabólica ocupa la sección 3, otro capítulo interesante de la bioquímica, que está encabezado por el malogrado investigador, prematuramente desaparecido, Manuel Rosell. Las secciones 4 y 5 tratan de endocrinología e inmunología y técnicas experimentales y toxicidades, respectivamente.

Por último, la sección sexta agrupa una serie de revisiones y ensayos sobre capítulos más extensos. Para el lector profano serán sin duda los más interesantes y fáciles de leer. Algunos de estos ensayos del último capítulo son realmente atractivos tanto por los temas de que se ocupan como por el gracejo con que están redactados. Citemos el mundo del interior de nuestro intestino, ecosistema en el que nos introduce C. Asensio cuando aún creemos que habla de Luarca, el bello lugar de la costa asturiana donde naciera S. Ochoa. O la aventura del fago 29 descrita por Viñuela y Salas, o los 25 años que Vázquez ha dedicado a la investigación de los inhibidores de la síntesis proteica, en la que se basa la acción de tantos antibióticos eficaces, o la biogénesis de la pared celular en las levaduras, o interpretaciones de antiguos problemas a la luz de los modernos descubrimientos, como es el expuesto del efecto Pasteur, etcétera. No podemos en esta breve crítica hacer juicio sobre todos y cada uno de los ensayos, a cual de más valor. El curioso lector se parará sin duda en la revisión de F. Mayor del problema del daño cerebral en los recién nacidos, problema actualísimo por el gran avance médico en la recuperación de los niños que vienen al mundo con dificultades de muy diversa índole.

Por último debo decir que ningún hispanohablante que se tenga por medianamente culto debe desconocer lo que se expone en la última revisión de este preciado libro. Se trata simplemente de la aventura humana de S. Ochoa. Tantos que hablan ahora de él ¿sabían algo antes de 1959?, ¿habían tan siquiera oído su nombre? Tantos que hablan de investigación y dicen cómo se debe hacer, ¿saben algo de los hombres de este libro? ¿Saben algo de otros muchos que con vocación y en la oscuridad siguen trabajando? Cuando se habla de la recuperación de "cerebros" ¿Se ha hecho un recuento de los que tenemos en casa?

En el último capítulo de Asensio y Grande el curioso lector encontrará una exposición clara y suficientemente detallada de las aportaciones de Ochoa a la ciencia bioquímica. Allí encontrará los primeros trabajos, cuando todavía estudiante se dedicaba con entusiasmo sin límites a la investigación de la bioquímica del músculo en colaboración con su amigo y compañero, J. G. Valdecasas, derivado posteriormente a otras actividades por los avatares del viento de locura que invadió España en los años treinta. Allí están también sus primeros trabajos en Alemania y luego en Inglaterra hasta llegar a Estados Unidos en plena conflagración mundial donde comienza la serie de importantes aportaciones de Ochoa al metabolismo del ciclo de Krebs y, en especial el descubrimiento del "enzima condensador", punto clave de tal ciclo. En fin, allí están las aportaciones que merecieron el premio Nobel, el descubrimiento de la polimerasa, y, por último, los postreros trabajos sobre el mensaje genético y su desciframiento (F. G. V.).

Bibliografía

Los lectores interesados en una mayor profundización de los temas expuestos pueden consultar los trabajos siguientes;

MICROTUBULOS Y FUNCION CELULAR

MICROTUBULES AND MICROTUBULE INHIBITORS. Dirigido por M. Borgers y M. De Brabander. North Holland-American Elsevier (553 pág., 1975).

CELL MOTILITY. Dirigido por R. Goldman, T. Pollard y J. Rosenbaum. Cold Spring Harbor Conferences on Cell Proliferation (vol. C, 1976).

LA SECUENCIA NUCLEOTIDICA DE UN ADN VIRICO

A RAPID METHOD FOR DETERMINING SEQUENCES IN DNA BY PRIMED SYNTHESIS WITH DNA POLYMERASE. Frederick Sanger y Alan R. Coulson en *Journal of Molecular Biology,* vol. 94, n.º 3, págs. 441-448; 25 de mayo de 1975.

OVERLAPPING GENES IN BACTERIOPHAGE ΦX174. B. G. Barrell, G. M. Air y C. A. Hutchison III en *Nature,* vol. 264, n.º 5581, págs. 34-41; 4 de noviembre de 1976.

NUCLEOTIDE SEQUENCE OF BACTERIOPHAGE ΦX174 DNA. Frederick Sanger, G. M. Air, B. G. Barrell, N. L. Brown, Alan R. Coulson, John C. Fiddes, C. A. Hutchison III, P. M. Slocombe y M. Smith en *Nature,* vol. 265, n.º 5595, págs. 687-695; 24 de febrero de 1977.

EL MOVIMIENTO DEL SUELO EN LOS TERREMOTOS

MECHANISM OF THE CHILEAN EARTHQUAKES OF MAY 21 AND 22, 1960. George Plafker y J. C. Savage en *Geological Society of America Bulletin,* vol. 81, n.º 4, págs. 1001-1030; abril 1970.

EARTHQUAKE SHAKING AND DAMAGE TO BUILDINGS. Robert A. Page, John A. Blume y William B. Joyner en *Science,* vol. 189, n.º 4203, págs. 601-608; 22 de agosto de 1975.

STRONG-MOTION RECORDINGS OF THE CALIFORNIA EARTHQUAKE OF APRIL 18, 1906. David M. Boore en *Bulletin of the Seismological Society of America,* vol. 67, n.º 3, págs. 561-577; jun. 1977.

LA EPIDEMIOLOGIA DE LA GRIPE

THE GREAT EPIDEMIC. Adolph A. Hoehling. Little, Brown & Co., 1961.

THE INFLUENZA VIRUSES AND INFLUENZA. Dirigido por Edwin D. Kilbourne. Academic Press, Inc., 1975.

EPIDEMIC AND PEACE, 1918. Alfred W. Crosby, Jr. Greenwood Press, 1976.

LA TEORIA RETINEX DE LA VISION DEL COLOR

COLOR VISION AND THE NATURAL IMAGE: PART I. Edwin H. Land en *Proceedings of the National Academy of Sciences,* vol. 45, n.º 1, págs. 115-129; enero, 1959.

COLOR VISION AND THE NATURAL IMAGE; PART II. Edwin H. Land en *Proceedings of the National Academy of Sciences,* vol. 45, n.º 4, págs. 636-644; abril, 1959.

INTERACTION OF THE LONG-WAVE CONES AND THE RODS TO PRODUCE COLOR SENSATIONS. John J. McCann y Jeanne L. Benton en *Journal of the Optical Society of America,* vol. 59 n.º 1, págs. 103-107; enero, 1969.

LIGHTNESS AND RETINEX THEORY. Edwin H. Land y John J. McCann en *Journal of the Optical Society of America,* vol. 61, n.º 1, págs. 1-11; enero, 1971.

DISCLINACIONES

THEORY OF CRYSTAL DISLOCATIONS. Frank R. N. Nabarro. Clarendon Press, 1967.

THE GEOMETRY OF DISCLINATIONS IN CRYSTALS. William F. Harris en *Surface and Defect Properties of Solids, Vol. 3: A Review of the Recent Literature Published up to April, 1973.* The Chemical Society, London, 1974.

NEGATIVE WEDGE DISCLINATIONS OF ROTATION 2π RADIANS AND TOPOLOGICAL CHANGES OF MEMBRANOUS SYSTEMS. William F. Harris en *The Philosophical Magazine: A Journal of Theoretical, Experimental and Applied Physics,* vol. 32, n.º 1, págs. 37-41; julio, 1975.

HORMIGAS TEJEDORAS

WEAVER ANTS: SOCIAL ESTABLISHMENT AND MAINTENANCE OF TERRITORY. Berthold K. Hölldobler y Edward O. Wilson en *Science,* vol. 195, n.º 4281, págs. 900-902; 4 de marzo de 1977.

COLONY-SPECIFIC TERRITORIAL PHEROMONE IN THE AFRICAN WEAVER ANT *OECOPHYLLA LONGINODA* (LATREILLE). Berthold K. Hölldobler y Edward O. Wilson en *Proceedings of the National Academy of Sciences,* vol. 74, n.º 5, págs. 2072-2075; mayo 1977.

UNA ALDEA CELTICA EN EL SUR DE INGLATERRA

THE IRON AGE SETTLEMENT OF GUSSAGE ALL SAINTS. Geoffrey Wainwright y Mansel G. Spratling en *Antiquity,* vol. 47, págs. 109-130; 1973.

IRON AGE COMMUNITIES IN BRITAIN: AN ACCOUNT OF ENGLAND, SCOTLAND AND WALES FROM THE SEVENTH CENTURY B.C. UNTIL THE ROMAN CONQUEST. Barry Cunliffe. Routledge & Kegan Paul, 1974.

THE IRON AGE IN LOWLAND BRITAIN. Derek W. Harding. Routledge & Kegan Paul, 1974.

JUEGOS MATEMATICOS

A CONSECUTIVE-DIGIT PRIME. Joseph S. Madachy en *Journal of Recreational Mathematics,* vol. 4, n.º 2, pág. 100; abril, 1971.

CONSECUTIVE-DIGIT PRIMES–AGAIN. Joseph S. Madachy en *Journal of Recreational Mathematics,* vol. 5, n.º 4, págs. 253-254; octubre, 1972.

CONSECUTIVE-DIGIT PRIMES (ROUND 3). Raphael Finkelstein y Judy Leybourne en *Journal of Recreational Mathematics,* vol. 6, n.º 3, págs. 204-206; verano, 1973.

THE JUPITER EFFECT. John R. Gribbin y Stephen H. Plagemann. Macmillan, 1974.

TALLER Y LABORATORIO

POLARIZED LIGHT. William A. Shurcliffe y Stanley S. Ballard. D. Van Nostrand Company, 1964.

WAVES. Frank S. Crawford. McGraw-Hill Book Company, 1968.

HAIDINGER'S BRUSHES AND PREDOMINANT ORIENTATION OF COLLAGEN IN CORNEAL STROMA. C. C. D. Shute en *Nature,* vol. 250, n.º 5462, págs. 163-164; 12 de julio de 1974.